Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.

Die Labyrinthorgane bei Labyrinthfischen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen naturwissenschaftlichen Fakultät

der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

Gustav Henninger

aus Freudenstadt.

Naumburg a. S.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.).

1907.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.

Die Labyrinthorgane bei Labyrinthfischen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen naturwissenschaftlichen Fakultät

der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

Gustav Henninger

aus Freudenstadt.

Naumburg a. S.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.).

1907.

Von der Fakultät angenommen

am 6. März 1907.

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 25. Abt. f. Anatomie. 1907.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsübersicht.

Einleitung 1
Morphologische Untersuchungen 4
A. Lage und Bau der Labyrinthorgane 4
B. Gefäßverlauf in den Labyrinthorganen 14
C. Histologie der Labyrinthorgane 25
Physiologische Untersuchungen 28
A. Verhalten der Labyrinthopneumata unter normalen Verhältnissen 31
B. Verhalten bei ausgeschalteter Labyrinthatmung 34
C. Verhalten bei ausgeschalteter Kiemenatmung 37
D. Verhalten bei ausgeschalteter Labyrinth- und Kiemenatmung 42
E. Verhalten bei verschiedenen Temperaturen 44

Einleitung.

Die Labyrinthici sind durch den Besitz merkwürdiger in der Kiemenhöhle untergebrachter Atmungsorgane ausgezeichnet, welche diese Fische befähigen, längere oder kürzere Zeit außerhalb des Wassers leben zu können. Da diese Organe bei verschiedenen Vertretern dieser eigenartigen Fische einen verhältnismäßig komplizierten Bau aufweisen, bezeichnete Cuvier (1831) dieselben als „Labyrinthe“ und nannte diejenigen Fische, welche mit solchen Labyrinthen ausgestattet sind, „des poissons à pharyngiens laby-

rinthiformes". Sie sind alle mehr oder weniger ausgesprochene Schlammfische. Ihre Heimat ist der südöstliche Teil Asiens, die benachbarten Inselgruppen mit einbegriffen. Auch von Afrika sind einige Vertreter bekannt.

Es war erst zu Anfang des 19. Jahrhunderts, daß wir von den Labyrinthfischen nähere Kenntnis erhielten, und da war es hauptsächlich CUVIER, welcher dem Labyrinthapparate selbst seine Aufmerksamkeit zuwandte. Schon die Lage der Labyrinthe in den erweiterten Kiemenhöhlen sowie ihre Befestigung an Kiemenbogen ließ auf die respiratorische Funktion oder Hilfsfunktion der fraglichen Organe schließen, und nur ihre Deutung als Organe im Dienste der Respiration erklärte auch die Möglichkeit eines Aufenthaltes auf dem Lande. CUVIER legte bereits bei Bezeichnung dieser Organe als „Labyrinthe" diejenigen des *Anabas* als die bestentwickelten, blätterreichsten aller Labyrinthorgane zugrunde, und so auch bei Beurteilung der Funktion des Labyrinthapparates. Dieser, mit seinen zahlreichen gewundenen Lamellen, schien ihm wohl geeignet, eine gewisse Menge Wassers speichern zu können. Bei einem Aufenthalt des Fisches außerhalb des Wassers genüge dann der im Labyrinthe mitgeführte Wasservorrat, um die Kiemen feucht und funktionsfähig zu erhalten. — Auf der Oberfläche der Labyrinthlamellen erkannte CUVIER einige Blutgefäße, die ihm von der Arteria branchialis des ersten Kiemenbogens zu kommen schienen, er schenkte ihnen jedoch weiter keine Beachtung. — Gelegentlich der Untersuchung einiger Gangesfische entdeckte J. TAYLOR (1831), daß das „supernumerary organ" von *Trichopodus colisa* (*Trichogaster fasciatus*) ein Netz reichverzweigter Gefäße auf einer den Labyrinthlamellen sich anschmiegenden dünnen Membran besitze und daß dieses Gefäßnetz einerseits der Arteria branchialis I und andrerseits der Aorta angehöre. Dieselben Gefäßverhältnisse beschrieb TAYLOR für das Labyrinth eines *Ophiocephalus gachua*. Demnach faßte er die Labyrinthe als solche Organe auf, die in noch höherm Maße als die Kiemen sauerstoffarmes Blut zu oxydieren vermögen — und darin liege der Grund, warum Fische mit „supernumerary organs" sich zu Wasser und zu Lande als so lebensstarke Tiere erwiesen. — Zu andern Ergebnissen gelangte der Wiener Anatom HYRTL (1853) auf Grund einer an *Ophiocephalus* ausgeführten Injektion. Die Richtigkeit der Befunde TAYLOR's ist somit sehr in Frage gestellt. Andrerseits weiß jeder, der sich mehr oder weniger schon mit Injektionen abgegeben hat, von welchen Zufälligkeiten der Erfolg ab-

hängen kann, zudem, wenn man, wie dies bei Hyrtl der Fall war, nur über konserviertes Material verfügt. — Francis Day (1868) war der erste, der die Labyrinthapparate als Luftatmungsorgane auffaßte. Diese Entdeckung machte es nur um so wünschenswerter, den Gefäßverlauf in den Labyrinthorganen genau festgestellt zu wissen, denn nur dann kann ein Organ als Atmungsorgan angesprochen werden (sei dasselbe nun für Luft- oder Wasseratmung eingerichtet), wenn dessen Blutversorgung genau bekannt ist. — Im Jahre 1886 hatte Zograff einiges von den auf dem Labyrinth befindlichen Wundernetzen gesehen; ferner beschrieb er (allerdings nur sehr mangelhaft) die Labyrinthtasche, d. h. diejenige Membran, welche die das Labyrinth beherbergende Höhle auskleidet.[1]) Das Verdienst, auf die hohe respiratorische Bedeutung der Labyrinthtasche erstmals hingewiesen zu haben, gebührt Grigorian (1900). Damit war eine neue Erkenntnis erschlossen, aber statt der einen Aufgabe von früher waren jetzt deren zwei zu lösen, indem einmal der Gefäßverlauf im Labyrinth selbst und dann derjenige in der Labyrinthtasche festzustellen war. Grigorian hatte nur einige zuführende Gefäße auf der Labyrinthtaschenwand gesehen, sie waren es auch, die ihn auf die respiratorische Funktion der Labyrinthtasche aufmerksam machten; jedoch auf die Frage: „woher und wohin“ blieb er die Antwort schuldig. — Neuerdings erschien wieder eine Arbeit über Labyrinthfische von Paul Ernst Meyer (1904). Verfasser dieser Abhandlung sah von den groben Gefäßverhältnissen etwas mehr als Zograff und Grigorian, doch sind seine Untersuchungen und seine Befunde weit davon entfernt, einigermaßen Anspruch auf Gründlichkeit und Richtigkeit erheben zu können.

Auf Anraten von Herrn Prof. Blochmann entschloß ich mich somit gern, die Labyrinthorgane bei Labyrinthfischen einer erneuten Untersuchung zu unterziehen, deren Ergebnisse in dieser Arbeit niedergelegt sind.

Es sei mir auch an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Fr. Blochmann für die Unterstützung, die er mir bei meinen Untersuchungen angedeihen ließ, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Ebenso ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. Hesse und Herrn Dr. H. N.

1) Als eigentlicher Entdecker der Labyrinthtasche muß Hyrtl genannt werden, indem er schon im Jahre 1863 vermutete, das Epithel der Labyrinthtasche sei flimmernd.

Maier für zahlreiche Ratschläge, sowie meinem lieben Freunde Herrn cand. med. Max Kienningers für die Ausführung verschiedener Zeichnungen bestens zu danken. —

Die Labyrinthici bilden keine natürliche Familie (Hyrtl 1853, Canestrini 1858 und 1860). Insbesondere ist die Stellung der Ophiocephaliden im System eine unsichere, und die meisten Forscher wollen diese Gattung aus der Familie der Labyrinthfische entfernt wissen. — Von den 8 Gattungen [1]) der Labyrinthici [*Anabas, Spirobranchus, Ctenopoma, Polyacanthus* (*Macropodus*), *Osphromenus, Trichogaster, Betta* und *Micracanthus*] habe ich folgende Vertreter näher untersucht:

Anabas scandens und *Anabas scandens var. macrocephalus,*
Macropodus viridi-auratus und
Trichogaster fasciatus.

Morphologische Untersuchungen.

A. Lage und Bau der Labyrinthorgane.

1. *Anabas scandens* und *Anabas scandens var. macrocephalus.*

Der am häufigsten und am besten beschriebene aller Labyrinthici ist *Anabas scandens.* Er ist auch derjenige Labyrinthfisch, der die Charaktere seiner Familie in markantester Weise zur Schau trägt. Äußerlich betrachtet macht *Anabas* einen sehr wehrhaften Eindruck. Der ganze Körper (samt dem Kopfe) trägt eine derbe Beschuppung; die harten Strahlen der Rücken-, After- und Bauchflossen sind äußerst kräftig entwickelt. Der Kieferapparat sowie Operculum, Sub- und Interoperculum sind mit zahlreichen, meist sehr starken Zähnchen oder Stacheln besetzt, welche teilweise direkte Fortsätze der einzelnen Knochen darstellen. Es ist die Bewaffnung genannter Opercularstücke mit zähnchenartigen Gebilden insofern erwähnenswert, als sie den Anabatinen zur Fortbewegung auf dem Lande wichtige Dienste leistet. In ganz charakteristischer Weise ist der Mund ausgebildet. Er nimmt eine nahezu dorsale Lage ein

1) Die Angabe Zograff's, *Toxotes* sei ein Labyrinthfisch (1888, p. 502), konnte ich nirgends bestätigt finden

und ist, wie dies schon Cuvier bekannt war, schnauzenartig vorstülpbar. Das Intermaxillare ist nämlich durch das gleichsam als bewegliches Gelenkstück ausgebildete Maxillare sowie durch eine breite Hautfalte nur lose mit dem vordern Schädelrande verbunden, sodaß sich das Intermaxillare von diesem entfernen oder teilweise unter denselben zurückziehen kann. In der dorsalen Stellung des Mundes bei den Labyrinthfischen haben wir wahrscheinlich eine Anpassung an das Luftatmen zu erblicken, eine Ansicht, auf die ich nach Besprechung der physiologischen Untersuchungen wieder zurückkommen werde.

Eine Orientierung über Lage und Bau der Labyrinthorgane ermöglicht nur die Präparation. Bei Eröffnung der Mundhöhle der linken Seite ist ohne weiteres wahrzunehmen, daß sich hinter der Mundhöhle über den Kiemen ein mächtiger Raum befindet, der einerseits mit der Mundhöhle, andrerseits mit der Außenwelt in Verbindung steht (Fig. 1). Dieser suprabranchiale Raum ist die Labyrinthhöhle, also derjenige Hohlraum, der zur Aufnahme des Labyrinths bestimmt ist. In seinen ventralwärts gelegenen Partien läßt sich dieses jetzt schon überschauen. Die Labyrinthhöhle ist von einer sackartig ausgebildeten Membran fast allseitig umschlossen. Diese Membran wurde von Zograff (1886, p. 681) als „Labyrinthtasche“ bezeichnet (Fig. 3). Mit dem in Fig. 3 freiliegenden Rande *r* ist sie an der Innenseite des Kiemendeckels festgewachsen (vgl. auch Fig. 1 *r*). Dort befindet sich (zwischen Kiemendeckel und erster Kieme) diejenige Öffnung, durch welche die Labyrinthhöhle direkt mit der Außenwelt in Verbindung steht. Was das Labyrinth selbst betrifft, so scheint dasselbe auf den ersten Anblick ein höchst kompliziert gebautes Organ zu sein (Fig. 2 und 18). Es beginnt mit einem vom 1. Kiemenbogen abspringenden Stamm (*lst*). Dieser Hauptstamm gibt wiederum verschiedenen mannigfach gewundenen lamellenartigen Seitenplatten den Ursprung, deren eigenartiger Anordnung dieses branchiale Labyrinth seinen Namen verdankt. Die Grundlage des Labyrinths ist knöchern. Eine zarte gefäßreiche Haut zieht sich über die einzelnen Blätter und Lamellen hinweg. Häufig bezeichnen Pigmentzellen, die auf der Tasche zerstreut liegen, den Verlauf der Blutgefäße. — Schon Zograff (1888, p. 504) wies darauf hin, daß sich die scheinbar so komplizierten Labyrinthe der Anabatinen als verhältnismäßig einfache Organe herausstellen, sobald sie von der Seite betrachtet werden (Fig. 4). Der ganze Lamellenkomplex ist hierbei auf einige wenige Grundplatten zurück-

zuführen, die im großen und ganzen in parallelen Ebenen nebeneinander gelagert sind und durch den Hauptstamm des Labyrinths zusammengehalten werden.

Wie ich bereits in der Einleitung erwähnte, errichtete CUVIER die Familie „des poissons à pharyngiens labyrinthiformes" in der Meinung, das 1. Paar oberer Schlundknochen (Ossa pharyngea superiora) der gewöhnlichen Fische entspreche der Labyrinthbildung bei den Labyrinthfischen, mit andern Worten, die obern Schlundknochen seien bei den Labyrinthici beiderseits zu einem Komplex knöcherner Lamellen, dem Labyrinth, ausgewachsen. An der afrikanischen Gattung *Ctenopoma*, die WILHELM PETERS (1846, p. 480) erstmals beschrieb, fand besagter Forscher merkwürdige obere Schlundknochen, die aber nicht das Labyrinth aus sich entwickelt zeigten. Daraufhin unterzog PETERS alle Gattungen der Labyrinthici (mit Ausnahme von *Macropodus*) einer Nachuntersuchung und gelangte zu dem Ergebnis, daß alle Labyrinthfische die normale Anzahl oberer Schlundknochen besitzen (die allerdings klein sind) und daß die Labyrinthe selbst aus einer eigentümlichen Entwicklung der dritten Glieder (Epibranchialia) des 1. Kiemenbogenpaars hervorgehen. Wie bei den 3 hintern Kiemenbogen das Epibranchiale mit einem kurzen Stamm beginnt, um sich dann in zwei Fortsätze, in einen äußern, die letzten Kiemenblättchen tragenden Processus muscularis und in einen innern, durch ein Gelenk mit dem entsprechenden Os pharyngeum superius sich verbindenden Processus articularis zu teilen, kommt es auch beim Epibranchiale des 1. Kiemenbogens zur Ausbildung der beiden Fortsätze. Während aber der Processus muscularis I weiter keine Besonderheiten aufweist, entspringt vom Processus articularis als Hauptstamm eine Anzahl Knochenlamellen, welche in ihrer Gesamtheit den knöchernen Teil des Kiemenlabyrinths darstellen. Dorsalwärts, schief nach innen gerichtet, tritt der Processus articularis mit seinem obern Schlundknochen, welcher stiletförmige Ausbildung zeigt, in Verbindung (Fig. 4 *st*).

Wenn GRIGORIAN in seiner Untersuchung über die Luftatmungsorgane der Labyrinthfische glaubt, WILHELM PETERS (dessen Angaben übrigens von HYRTL und ZOGRAFF bestätigt wurden) einige Irrtümer nachgewiesen zu haben, täuscht er sich. GRIGORIAN hat offenbar PETERS' Arbeit in verschiedenen Punkten nicht verstanden. Er glaubt, anderer Meinung als PETERS zu sein, dabei stimmen seine Resultate mit denen PETERS' überein. Eine Platte, die sich zwischen den beiden Processus ausspannen soll, hat PETERS nur für die Ophio-

cephaliden beschrieben. Mit den Worten, der innere Rand des Processus muscularis diene dem Labyrinth zur Befestigung, ist noch nicht gesagt, daß eine Platte die beiden Processus miteinander verbindet. Zudem findet sich bei den Anabatinen eine solche Platte stets kräftig entwickelt, und auch die von mir untersuchten *Trichogaster* und Macropoden entbehrten ihrer nicht.

Das Wachstum des *Anabas*-Labyrinths kann ich leider nicht vollständig beschreiben, da ich keine frühen Entwicklungsstadien desselben untersuchen konnte. Doch soviel läßt sich mit Sicherheit feststellen, daß in dem Maße, wie die Tiere wachsen, auch das Labyrinth zusammengesetzter und komplizierter wird. Nach A. Günther (1886, p. 367) stellt sich das Labyrinth eines $3^1/_2$—$6^1/_2$ cm großen *Anabas* aus 2 Blättern gebildet dar, ein 3. Blatt sei in der zentralen Basis des äußern der beiden Blätter angedeutet. Bei $7^1/_2$—10 cm langen Exemplaren finde sich dieses 3. Blatt gut entwickelt. 10—$12^1/_2$ cm lange Individuen weisen 4 Blätter auf (das 4. Blatt habe sich aus der zentralen Basis des 3. nunmehr außen gelegenen Blattes gebildet), und an $15^1/_2$—18 cm langen Tieren können 6 Blätter gezählt werden. Dabei seien die Blätter konzentrisch übereinandergelagert, daß das am tiefsten gelegene Blatt das größte sei.[1]) Diese Beschreibung ist mangelhaft und zum Teil unzutreffend. Meine einfachsten Labyrinthpräparate sind alle schon so weit entwickelt, daß 3 Platten vollständig ausgebildet sind. In den Figg. 4 und 18 sind diese 3 Platten mit *II*, *III* und *IV* bezeichnet. Auch die kompliziertesten Labyrinthe der größten Anabatinen lassen sich ihrer Entwicklung nach auf diese 3 Grundplatten zurückführen, indem die neuentstehenden Lamellen nur einfache bis mehrfache Umkrempelungen zweier dieser Grundplatten darstellen, nämlich von *III* und von *IV*. Die Figg. 4 u. 18 lassen deutlich erkennen, wie die größte Platte *III* nach hinten in eine Lamelle *1* auswächst und daß die Platte *IV* zur Neuanlage bzw. zum Auswuchs einer Lamelle *5* nach vorn sich anschickt. Die Grundplatte *II* ist diejenige Knochenplatte, die zwischen den beiden Processus ausgespannt ist, und sie dient in erster Linie zur Stütze und Festigung der Lamellen. In ihrem Verlauf wendet sie sich bogenförmig nach hinten, sodaß sie zwischen *1* und *III* zu liegen kommt. — An einzelnen Präparaten erweckt es den Anschein, als ob die Grundplatte *II* in die Platte *IV*, an andern Präparaten in die Lamelle *1* übergehen

1) Derselben Ansicht scheint auch Meyer (1904, p. 24) zu sein.

würde. Die vergleichende Betrachtung einer ganzen Anzahl von Labyrinthen in verschiedenen Entwicklungsstadien zeigt jedoch, daß Platte *II* gegen die genannten Blätter meist scharf abgesetzt ist. Allerdings wird sich Platte *III* und dann auch Platte *IV* aus Platte *II* entwickelt haben, aber ein direktes Ineinanderübergehen ohne Grenze, wie dies für *1* und *III*, sowie für *IV* und *5* festgestellt wurde, findet beim fertigen Labyrinth nicht statt. — Die abgebildeten Präparate entstammen 2 ca. $6^1/_2$ cm langen Exemplaren von *Anabas scandens var. macrocephalus*. Bei einem $9^1/_2$ cm langen *Anabas scandens* fanden sich auch 5 Blätter; Lamelle *1* und *5* zeigten eine bessere Entwicklung als bei den $6^1/_2$ cm langen Individuen, auch waren die einzelnen Blätter etwas stärker wellig gefaltet bis gekräuselt, ferner wurde an Platte *III* und an Lamelle *5* die Neubildung je eines weitern Blättchens in seinem Anfang festgestellt. Das größte und bestentwickelte Labyrinth, das ich untersuchte, gehörte einem 14 cm langen *Anabas scandens* an und erwies sich aus 8 fertigen Blättern und einer Lamellenanlage zusammengesetzt. Platte *II* war auch hier einfach geblieben; Lamelle *1* und Platte *III* hatten sich zur Neubildung je einer weitern Lamelle umgeschlagen, sodaß die Grundplatte *III* sich im ganzen aus 4 zusammenhängenden Blättern aufbaute. Durch mehrfache Umbiegungen und Einbuchtungen waren aus Grundplatte *IV* wiederum 2 neue Lamellen nach außen entstanden, sodaß sich dieses nun aus 3 unter sich zusammenhängenden Blättern zusammensetzte, wobei die weitest außen gelegene 8. Lamelle bereits die Anlage eines weitern 9. Blättchens aufwies. — Aus all dem geht hervor, daß die Neubildung der Blätter nicht, wie GÜNTHER angibt, durchweg im basalen Zentrum der äußersten Lamelle vor sich geht und daß auf die größte Platte *III* meist noch 1 oder 2 Lamellen nach innen folgen. Diese letztern können allerdings als Abkömmlinge von *III* zu dieser Grundplatte gezählt werden, dann aber besteht, streng genommen, auch das verwickeltste *Anabas*-Labyrinth aus nur 3 Platten.

Die Untersuchung der Labyrinthtasche ist nicht so ganz einfach. Zunächst sei darauf hingewiesen, daß die gefäßreiche Haut, welche das knöcherne Labyrinth überzieht, sich von der Grundplatte *II* aus direkt in die Labyrinthtasche fortsetzt.[1]) Der Einfachheit halber

1) Deshalb sah GRIGORIAN (1900, p. 164) an der Stelle, wo er eine Platte suchte, nur eine Membran. Jedenfalls hat er keine Macerationspräparate gefertigt, sonst hätte ihm die kräftig entwickelte Stützplatte *II*

sei das Labyrinth als nur aus Grundplatte *II* bestehend gedacht (Textfig. A). Die nach vorn gelegene Membran *v* der Grundplatte *II* verlängert sich über diese hinaus, wendet sich in einer Bogenfläche nach oben und nach vorn, verwächst eine Strecke weit mit dem Kiemendeckel (*K. D*), schlägt sich dann nach innen und hinten wieder um und verwächst mit der 2. Kieme (*Ki. II*). Von da verlängert sich die Tasche über ihre Insertionsstelle mit dem 2. Kiemenbogen hinaus und begibt sich auf die innere Fläche *i* der Grundplatte *II*.

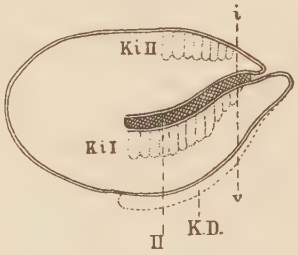


Fig. A.

Schematischer Frontalschnitt durch das Labyrinth und die Labyrinthtasche von *Anabas*.

Demnach ist die Labyrinthtasche hinten zweiteilig (vgl. auch Fig. 23). Um nun die Gesamtausbildung der Tasche an der Hand von Abbildungen noch einmal klar vor Augen zu führen, sei auf die Fig. 6 hingewiesen, wo die Insertionsstelle der Tasche am obern Drittel der 2. Kieme dargestellt ist. Dort wendet sich die Labyrinthtasche über den Schlund hinweg zur Basis des Schädels nach hinten und oben; nach hinten, um die innere Fläche der Grundplatte *II* zu erreichen, nach oben, um sich den Erhabenheiten und Vertiefungen der in den Figg. 5 u. 7 dargestellten Knochenkapseln [1]) anzuschmiegen. Schließlich tritt sie, nach außen sich wendend, auf die Innenseiten der Opercularknochen und des Hyomandibularbogens über, um sich längs des ventralen und hintern Randes des Operculums sowie am hintern Ende des 1. Kiemenbogens zu befestigen. — Die Verwachsungsstelle mit dem Operculum erstreckt sich nur über die

---

nicht entgehen können. Übrigens beschreibt auch MEYER (1904, p. 31) das Vorhandensein dieser Platte bei den Labyrinthfischen.

1) Der Opercularapparat (Fig. 7) ist absichtlich in etwas unnatürlicher Lage gezeichnet, damit ein von einem Hyomandibularfortsatz als Gelenkkopf und von einer Vertiefung des Operculums als Gelenkpfanne gebildetes Operculargelenk besser zur Geltung kommt. Dasselbe findet sich bei allen Labyrinthfischen wohl entwickelt, kommt aber auch Fischen ohne Labyrinth in gleicher Ausbildung zu, z. B. *Perca*.

vordern 2 Dritteile desselben (in bezug auf die Kiemen ein wenig über das hintere Ende dieser hinaus).

Darum sehen wir beim Aufheben des Kiemendeckels eines unverletzten *Anabas* einen ziemlich tiefen, blindendigenden „Sinus" (Cuvier), der nach außen und oben von dem hintern Drittel des Operculum, nach vorn von der Labyrinthtaschenwand, und nach hinten von einer kleinen zwischen dem Kiemendeckel und den Supracleithralstücken sich ausspannenden Membran begrenzt wird (Fig. 1). Bei *Trichogaster* ist die letztgenannte Membran etwas ansehnlicher und dadurch der Sinus zu einem verhältnismäßig langen blindendigenden Gang geworden, dem jedoch keine Bedeutung zukommt.

Um einen dichten Abschluß der Labyrinthhöhle nach außen herbeizuführen, sind verschiedene noch erwähnenswerte Einrichtungen getroffen. Zunächst ist der Eingang zur Labyrinthhöhle verschließbar: das Mundhöhlendach zeigt jederseits einen halbmondförmigen Ausschnitt mit wulstig verdicktem Rande, in den ein Auswuchs (*kn*) des 1. Kiemenbogens hineinpaßt (Fig. 2, 8, 18). Bei geöffnetem Munde ist der Zugang zur Labyrinthhöhle frei. Peters (1846, p. 481) beschrieb an der von ihm in Afrika aufgefundenen Gattung *Ctenopoma* ein „tellerförmiges Nebenorgan"; dasselbe entspricht jedenfalls dem Auswuchs der von mir untersuchten Labyrinthfische. — Direkt hinter dem Hauptstamm des Labyrinths, zwischen Operculum und 1. Kiemenbogen, liegt die Austrittsöffnung aus dem Labyrinth. Genau über derselben weist die an der Innenseite des Operculum festgewachsene Labyrinthtasche eine knopf- bis streifenförmige Gewebsverdickung auf, welcher eine Grube hinter dem Labyrinthstamm entspricht und diese verschließt, solange die Kiemendeckel fest an den Körper angepreßt werden. Dasselbe gilt für eine zweite kleinere Grube unmittelbar vor dem Labyrinthstamm (sie liegt zwischen diesem und dem „tellerförmigen Nebenorgan"), zu deren Verschluß die Labyrinthtasche eine mehr nach vorn gelegene Gewebsverdickung aufweist. Den Raum zwischen den beiden Verdickungen der Labyrinthtasche füllt nun bei geschlossenen Kiemendeckeln der Labyrinthstamm aus, dessen Oberfläche ein viel mächtiger entwickeltes Gewebe überkleidet, als dies bei den Labyrinthplatten der Fall ist. Da sich die Labyrinthtasche auch am hintern Drittel des 2. Kiemenbogens inseriert, um sich von da nach innen der Basis des Schädels zuzuwenden, findet sich zwischen den ersten und zweiten hintern Kiemenbogendritteln eine Spalte, die direkt in die Labyrinthhöhle führt,

aber durch die Membran, welche die Grundplatte *II* überkleidet, verdeckt wird. Um auch hier einen dichten Verschluß herbeizuführen, zeigen beide Bogen Verbreiterungen bzw. Auswüchse (an Kieme *1* ist es hauptsächlich der schon bekannte Auswuchs, der sich nach hinten verlängert und dem somit doppelte Funktion zukommt), die sich gegenseitig ergänzen und die vorhandene Spalte teils überdecken, teils ausfüllen. — Die Labyrinthtasche weist eine gewisse Kontraktilität auf. Insbesondere kommen der hintern Taschenhälfte verschiedene zum Teil kräftig entwickelte Muskelgruppen zu. Von dem hintern Anwachshügel der Kiemen oder von Knochen des Schädels ihren Ursprung nehmend, spinnen sie den hintern Taschenteil in ein nicht unansehnliches Muskelnetz ein, dem aber keine zu große Bedeutung zukommen dürfte.

Auf die knöcherne Grundlage der Labyrinthhöhle muß ich nochmals zurückkommen. Im Vorhergehenden wurde schon angedeutet, daß die Ausbildung des mächtigen branchialen Labyrinths auf die Gestalt des Schädels verändernd einwirkte. Zur Aufnahme dieses lamellenreichen Labyrinths zeigt der Schädel beiderseits zwei mächtige Höhlen oder Knochenkapseln entwickelt (Fig. 7), die nur durch dünne vertikale Knochenlamellen voneinander getrennt sind. Die obere Scheidewand gehört dem Occipitale superius, die basal gelegene dem Parasphenoid an. Das übrige ergibt sich aus den Abbildungen und der Erklärung derselben.

2. *Trichogaster fasciatus.*

Im Vergleich zu *Anabas* ist *Trichogaster* (ebenso auch *Macropodus*) höher gebaut, d. h. seitlich stärker komprimiert als erstgenannter Fisch. Demgemäß fällt auch die ausgesprochen dorsale Stellung des Mundes, welchem eine bedeutende Protraktilität zukommt (Fig. 10, 12), noch mehr auf als bei *Anabas*. — Der bereits bekannte „Sinus“ ist ohne weiteres nicht aufzufinden. Bei genauerm Nachsehen ist jedoch festzustellen, daß die hintere zwischen Kiemendeckel und den Supracleithralstücken sich ausspannende Membran sich längs des ganzen hintern Kiemendeckelrandes herabzieht. Vor dieser Membran, zwischen ihr und der Labyrinthtasche, ist eine ovale Öffnung zu bemerken, welche in einen ziemlich engen, über der Höhe des Operculums blindendigenden Kanal führt, und dieser Kanal entspricht dem bei *Anabas* erwähnten Sinus, dem aber weiter keine Bedeutung zukommt. — Ein Vergleich der Labyrinthtasche

des *Trichogaster* (Fig. 9) mit der des *Anabas* (Fig. 3) läßt in der Ausbildung beider Taschen eine nicht besonders auffallende, aber umso bedeutungsvollere Verschiedenheit erkennen. Bei *Anabas* ist das Labyrinth mitsamt der Labyrinthhöhle dorsalwärts besonders mächtig entwickelt. Trotzdem durch die seitliche Kompression des *Trichogaster*-Körpers einiger Raum für eine Hauptentwicklung der Labyrinthhöhle nach oben gewonnen ist, scheint bei *Trichogaster* die Tasche von der Schädelbasis her abgeplattet zu sein und das Bestreben einer größtmöglichen Ausdehnung der Tasche nach hinten sich bemerkbar zu machen. [Bei *Macropodus* ist die Hauptentwicklung der Tasche nach hinten noch deutlicher bemerkbar (Fig. 13); und bei *Polyacanthus* (Hyrtl, 1863) und bei *Betta* (Schachmaganow, 1900) ist dieser Prozeß noch weiter fortgeschritten.] Während sich nun bei *Anabas* infolge der mächtigen Entwicklung der Labyrinthhöhle in dorsaler Richtung eine Umgestaltung der ganzen Schädelform vollzog, weist der *Trichogaster*-Schädel infolge der schwachen Entwicklung der Labyrinthhöhle nach oben einen normalen Bau auf. Dasselbe gilt vom *Macropodus*-Schädel.[1]) — Das Labyrinth scheint zunächst aus nur 2 Platten (*III* und *IV*) zusammengesetzt zu sein (Fig. 10). Eine 3. Platte *II*, die sich zwischen dem Processus articularis und muscularis ausspannt, ist bei *Trichogaster* kräftig entwickelt. Die Profilansicht des Labyrinths (Fig. 11) zeigt wiederum, wie die Platte *III* sich nach innen umschlägt, um die Lamelle *1* entstehen zu lassen. Das *Trichogaster*-Labyrinth setzt sich somit aus 4 Blättern zusammen, wobei 3 (*1*, *III* und *IV*) ohne scharfe Grenzen ineinander übergehen. — Die Verschlußvorrichtungen der Labyrinthhöhle nach außen sind ähnlich wie bei *Anabas* ausgebildet. Der ganze ventrale, außerhalb des ersten Kiemenbogens liegende Taschenrand ist schwach verdickt und paßt in eine kleine Grube, die sich vom Labyrinthstamm aus nicht ganz bis ans Ende des 1. Kiemenbogens hinzieht. — Die Spalte zwischen dem obern Drittel der 1. und 2. Kieme ist dadurch verschließbar, daß der 1. Kiemenbogen vom tellerförmigen Nebenorgan ab stark verbreitert ist und den betreffenden Teil des 2. Kiemenbogens teilweise überdeckt. Fast am Ende des 2. Kiemenbogens findet sich ein Auswuchs mit knöcherner Grundlage (Fig 12q), in dessen konkave (vordere) Fläche das hintere Ende der Verdickung des 1. Kiemenbogens genau hineinpaßt. Im übrigen

1) Vor allem fehlt die dem Occipitale superius angehörige vertikale Knochenlamelle.

dient dieser Auswuchs zur Verankerung der am Ende des 2. Kiemenbogens sich inserierenden Labyrinthtasche. — Ähnlich wie bei *Anabas*, nur in etwas verstärktem Maße, kommt auch bei *Trichogaster* dem hintern Teil der Labyrinthtasche eine gewisse Kontraktionsfähigkeit zu.

3. *Macropodus viridi-auratus.*

Ebenso wie *Trichogaster* zeichnet sich auch *Macropodus* durch seinen dorsal verlagerten protraktilen Mund sowie durch seinen bogenförmig nach oben sich ziehenden Unterkiefer aus. Der „blindendigende Sinus" findet sich in ähnlicher Ausbildung wie bei *Anabas* wieder, nur schwächer entwickelt. — Die Labyrinthtasche tritt durch einen Verwachsungsstreifen (Fig. 13 *s*) mit dem 1. Kiemenbogen in Beziehung, sodaß die Lufteintrittsstelle enger umschrieben ist wie bei den bisher betrachteten Fischen. Im Verhältnis zu der mächtigen Labyrinthtasche ist das Labyrinth selbst nur schwach entwickelt; dasselbe setzt sich aus 3 Platten zusammen, wobei die zwischen den beiden Processus verlaufende Platte *II* die wichtigste des ganzen Labyrinths ist (Fig. 14). Daß auch bei *Macropodus* das Labyrinth mit zunehmendem Alter wächst und dabei seine Form ganz bedeutend verändert, ist aus den Figg. 14, 15 u. 16 deutlich zu erkennen. Auf Fig. 15 ist das Labyrinth eines 3,3 cm langen Macropoden in 4facher Vergrößerung wiedergegeben; die Platten *II* und *III* sind schon verhältnismäßig weit entwickelt, während Platte *I* in der Schnittlinie, nach der sich die Platten *II* und *III* schneiden, erst angedeutet ist. Im weitern Wachstum zieht sich Platte *I* nach hinten über Platte *III* weg, wobei sie in einer zu letztgenannter Platte mehr oder weniger senkrechten Ebene weiterwächst. Dieses Wachstumsstadium zeigt Fig. 14; das betreffende Labyrinth entstammt einem $9^1/_4$ cm langen Macropoden. Es kann aber das Wachstum der Platte *I* noch weiter gehen, sodaß Anschluß und Verwachsung mit dem hintersten Ende der Platte *III* erfolgt (Fig. 16, einem $6^1/_2$ cm langen Macropoden zugehörig). Was das Stilet anlangt, so ist dasselbe besonders kräftig entwickelt und an seiner Basis plattenartig verbreitert. — Nach der Größe der Macropoden auf das Alter der Fische sowie auf die Ausbildung und Größe der Labyrinthe schließen zu wollen, geht häufig nicht an, da annähernd gleichlange Tiere Labyrinthe in sehr verschiedenen Entwicklungsstadien aufweisen können. — Die Ausbildung der Labyrinthhöhle wurde schon bei *Trichogaster* besprochen. Behufs eines dichten Abschlusses der

Labyrinthhöhle nach außen ist der Labyrinthstamm durch ein seiner äußern Seite aufgelagertes schwammiges Gewebe verdickt. Ferner weist die Tasche an ihrem äußern ventralen Rande (Fig. 13*r*) in der Höhe der 1. Kieme eine Gewebsverdickung auf, welche unter dem Labyrinthstamm beginnt und sich fast bis ans Ende des 1. Kiemenbogens erstreckt. Der Verdickung entspricht eine leicht grubenförmige Einsenkung am 1. Kiemenbogen an der Stelle, wo der Labyrinthstamm sich vom Kiemenbogen abzweigt (Fig. 13, 14). Die Labyrinthtasche zeigt auch bei *Macropodus* Beziehungen zum 2. Kiemenbogen. Dieser entbehrt jedoch des ankerartigen Vorsprunges, der bei *Trichogaster* festgestellt wurde. Zwischen dem 1. und 2. Kiemenende liegt wiederum eine Spalte, die größtenteils durch den vom „tellerförmigen Nebenorgan" ab verdickten 1. Kiemenbogen ausgefüllt wird. — Wie bei *Anabas* und *Trichogaster*, nur in noch verstärktem Maße, kommt insbesondere dem hintern Teil der Labyrinthtasche des Macropoden eine bedeutende Kontraktionsfähigkeit zu.

B. Gefäßverlauf in den Labyrinthorganen.

Über die Gefäßverhältnisse der Labyrinthorgane ist bis jetzt nur wenig bekannt, und dieses wenige steht auf ganz unsicherer Grundlage. Cuvier hatte bekanntlich auf den Labyrinthlamellen ein reichverzweigtes Netz zu- und abführender Gefäße gesehen und vermutet, daß der arterielle Teil desselben der Arteria branchialis des 1. Kiemenbogens entstamme und daß die abführenden Gefäße ihr Blut zur Aorta schicken. Für *Trichogaster fasciatus* (*Trichopodus colisa*) beschrieb Taylor (1831, p. 34) den Gefäßverlauf in der Weise, wie ihn Cuvier sich gedacht hatte; seit jener Zeit scheint die Ansicht Cuvier's die herrschende geblieben zu sein. Es ist das Verdienst Grigorian's (1900, p. 167), auf den hohen respiratorischen Wert der Labyrinthtasche bei *Trichogaster* und *Macropodus* erstmals hingewiesen zu haben, und so war es doppelt erwünscht, den Gefäßverlauf sowohl im Labyrinth als auch auf der Labyrinthtasche genau festgestellt zu wissen. Zograff (1886 und 1888), wie auch sein Schüler Grigorian (1900), versuchten durch Injektionen vom Herzen und von der Aorta aus das Gefäßsystem darzustellen. Beide Forscher konnten jedoch der Kleinheit der zu injizierenden Tiere wegen keine einzige gelungene Injektion aufweisen. Die Resultate beider lassen sich dahin zusammenfassen, daß Labyrinth und Labyrinthtasche ihr Blut von der Arteria branchialis I beziehen und daß sich diese zu-

führenden Gefäße auf den Labyrinthlamellen und auf der Tasche in zahlreiche capillare Wundernetze aufsplittern. Abführende Gefäße haben sie nicht gesehen, sie glauben aber annehmen zu dürfen, daß jene Gefäße in Form einzelner größerer Stämme zusammentreten, um ihr Blut der Aorta zuzuführen. Die neuern Untersuchungen von Meyer (1904, p. 29) klären die Gefäßverhältnisse auch nicht auf, obwohl es Meyer gelang, eine Injektion an *Anabas* auszuführen. So lassen sich auch hier die Worte Hyrtl's aus seinen „Beobachtungen aus dem Gebiete der vergleichenden Gefässlehre" (1838, p. 71) anwenden, wo Hyrtl in der Schwierigkeit der Injektion den einzigen Grund erblickt, „warum die Angiologie bei den Knochenfischen solange nur obenhin gewürdigt wurde, und die so mangelhaften Abbildungen Cuvier's noch durch keine besseren ersetzt sind", wenn nur statt des Begriffes „Knochenfische" das Wort „Labyrinthfische" und statt Cuvier's Namen diejenigen von Zograff und Grigorian gesetzt werden.

Injektionen.

Im allgemeinen wurde immer vom Truncus arteriosus aus injiziert, da bei verschiedenen Versuchen, die abführenden Gefäße von der Aorta aus darzustellen, der Erfolg ausblieb. Der Ventrikel des zu injizierenden Fisches wurde durch einen Längsschnitt eröffnet und durch den Ventrikel eine das Einbinden ermöglichende Kanüle einer Pravaz'schen Spritze in den Truncus arteriosus eingeführt und eingebunden. Sodann wurde das ganze Gefäßsystem mit einer 0,6%igen Kochsalzlösung durchspült, mit destilliertem Wasser nachgewaschen und schließlich eine konzentrierte wässerige Lösung von Berlinerblau eingespritzt. Sofort nach der Injektion wurde der Fisch abgewaschen, in 70%igen Alkohol überführt oder in Zenker'scher Flüssigkeit konserviert.

Verschiedene Versuche, durch Doppelinjektionen (Injektion mit Berlinerblau und Nachinjektion mit Schellack) das Gebiet der zuführenden und der abführenden Labyrinthgefäße scharf gegeneinander abzugrenzen, mißglückten. Diese negativen Injektionsresultate waren jedoch durch die eigenartige Gefäßversorgung der Labyrinthorgane bedingt. Letztere erhalten nämlich durchweg Blut, welches die Kiemencapillaren schon passiert hat. Der Schellack blieb also bereits im Capillargebiet der Kiemen stecken, und so war wohl die Doppelinjektion betreffs der Kiemen als gelungen zu bezeichnen, nicht aber der Labyrinthorgane. — Durch Zufall erhielt

ich aber doch an einigen Präparaten eine Art natürlicher Doppelinjektion, indem vor der Injektion mit Berlinerblau versäumt wurde, das Gefäßsystem zu durchspülen. Demzufolge stauten sich bei der Injektion mit Berlinerblau in den Capillaren und den abführenden Gefäßen die Blutkörperchen derart, daß sie das Berlinerblau nicht mehr durchließen. Dabei gelangten die abführenden Gefäße ziemlich deutlich zur Darstellung (Fig. 25). — Will man die zu- und die abführenden Gefäße der Labyrinthorgane durch zweierlei Injektionsmassen darstellen, müssen die zuführenden Gefäße von der ventralen Aorta aus mit Berlinerblau, die abführenden Gefäße dagegen vom Sinus venosus aus mit einer zweiten Injektionsmasse injiziert werden. Letzteres dürfte jedoch fast nie gelingen, und auch ich hatte in dieser Beziehung keinerlei Erfolg, da von einem Einbinden der Kanülen bei der Kleinheit der Fische und Zartheit der venösen Gefäße wohl kaum die Rede sein kann.

Obwohl der Gefäßverlauf bei allen von mir untersuchten Fischen in den wesentlichen Punkten übereinstimmt, will ich doch die Blutversorgung der Labyrinthorgane für die einzelnen untersuchten Fische gesondert beschreiben; d. h. zunächst soll die Circulation in den Luftatmungsorganen des *Anabas* ausführlich behandelt werden, um dann die Beschreibung der Gefäßverhältnisse bei *Trichogaster* und bei *Macropodus* in knapper Form folgen zu lassen.

1. *Anabas scandens var. macrocephalus.*

Die zuführenden Kiemengefäße des *Anabas* verhalten sich im großen und ganzen wie die Kiemenarterien unserer gewöhnlichen Fische. Aus der ventralen Aorta zweigen sich jederseits 4 Arterienbogen ab, wobei dem 3. und 4. Bogenpaar ein gemeinschaftlicher Ursprung zukommt (Textfig. B). Die 1., 2. und 3. Kieme sind an und für sich klein, und die 4. Kieme ist nahezu reduziert. — Nachdem sich die Arteriae branchiales afferentes in den Kiemen capillär aufgelöst haben, wird das in den Kiemencapillaren durchgeatmete Blut in den Arteriae branchiales efferentes gesammelt. Der Analogie bei den übrigen Teleosteern entsprechend, möchte man vermuten, daß die Arteria branchialis efferens I zum Carotidenbogen wird und

daß sie im Verein mit den abführenden Kiemenarterien *II*, *III* und *IV* die dorsale Aorta entstehen lasse, von der aus dann die Körperarterien ihren Ursprung nehmen. Dies ist bei den Labyrinthfischen jedoch nicht der Fall. Eine Untersuchung der Austrittstellen der Arteriae branchiales efferentes bei *Anabas* zeigt, daß die 4. Kiemenarterie aus der 4. Kieme austritt; der geringen Größe dieser Kieme entsprechend ist sie nicht besonders kräftig ausgebildet; ebenso verläßt die stark entwickelte Arteria branch. eff. III das obere Ende

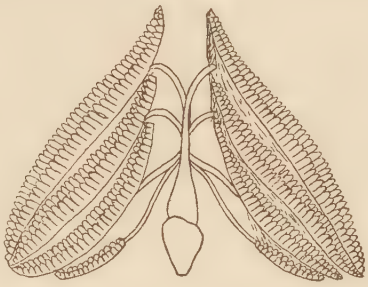


Fig. B.
Die zuführenden Kiemengefäße von *Anabas scandens var. macrocephalus*. 3 : 1.

der 3. Kieme, um sich mit der 4. Kiemenarterie zu vereinigen und ihren Weg zur dorsalen Aorta fortzusetzen (Fig. 27, 29). Dagegen läßt sich ohne weiteres feststellen, daß weder die 1. noch die 2. Kieme einen Gefäßstamm abgibt, der sich zur Bildung der Carotis oder der Aorta anschicken könnte. Da nun die Labyrinthorgane vom 1. und 2. Kiemenbogen aus ihren Ursprung nehmen und mit Blutgefäßen geradezu übersät sind, so wird sich die weitere Untersuchung zunächst mit der Gefäßversorgung der Labyrinthorgane zu befassen haben.

Die zuführenden Gefäße der Labyrinthorgane.

Die Arteria branchialis afferens I (Fig. 18 *a. b. a*) gibt normalerweise ihr Blut in die Kiemenblättchen ab, welches sich in der Arteria branchialis efferens I sammelt (Fig. 18 *a. b. e*). An der Stelle, wo der Labyrinthstamm den 1. Kiemenbogen verläßt, gibt die abführende Kiemenarterie einen kräftigen Stamm in das Labyrinth ab, die Arteria labyrinthica (Fig. 18 *a. l*). Durch Abgabe dieser Arterie wird die abführende Kiemenarterie ziemlich geschwächt. Die Arteria labyrinthica steigt im Labyrinth auf und gibt an die verschiedenen Labyrinthplatten verschiedene Hauptäste ab; diese Hauptäste ent-

senden Seitenäste, und durch wiederholte Teilung der Seitenäste entsteht schließlich auf den Labyrinthplatten ein Netz feinster Capillaren (Fig. 18). — Die Arteria branch. eff. I setzt nach Abgabe der Arteria labyrinthica ihren Weg fast bis zum Kiemenbogenende fort. Dort tritt sie als Arteria sacculi externa auf die äußere Seite der Labyrinthtasche hinaus, um sich in 2—3 Hauptäste zu teilen, die sich wiederum durch Abgabe kleiner und kleinster Seitenzweigchen vollständig zu einem feinsten capillaren Netzwerke aufsplittern [1]) (Fig. 17).

Die Arteria branch. eff. II ist normal entwickelt. Nahe am Ende des 2. Kiemenbogens verläßt sie diesen, um als Arteria sacculi interna (Fig. 23, *a. s. i*) in 2 Hauptästen den basalen, innern und dorsalen Teil der Labyrinthtasche mit Blut zu versorgen. Auf ihrem ganzen Wege geben auch die Hauptäste der Arteria sacculi interna nach rechts und links Seitenäste ab, welche durch fortgesetzte Teilung ein capillares Netzwerk fast auf der ganzen Oberfläche der Tasche entstehen lassen.

Die Wundernetze der Labyrinthorgane.

Die Endverzweigungen der sich aufteilenden abführenden Kiemenarterien I und II auf dem Labyrinth und der Labyrinthtasche sind nicht regellos über die genannten Organe zerstreut, sondern sie lassen, schon mit bloßem Auge betrachtet, eine ganz bestimmte Anordnung erkennen. In den Figg. 21 und 22 ist ein mikroskopisches Präparat eines Teiles der Tasche wiedergegeben. Die letzten Capillargebiete sind zu wohl umschriebenen Gefäßbezirken zusammengeordnet; mehrere solcher Gefäßbezirke treten zu Gefäßgruppen zusammen, welche alle Abkömmlinge der Arteriae branchiales efferentes I und II sind. Die zwischen den einzelnen Gefäßbezirken und Gefäßgruppen sich durchschlängelnden gefäßlosen Straßen sollen als Zwischenfelder bezeichnet werden. — Die genauere Untersuchung eines einzelnen Gefäßbezirks zeigt, daß in diesen eine Arterie eintritt und sich dort in feinste Capillaren auflöst (Fig. 40 *a*). Solch ein plötzlicher Zerfall eines Gefäßes in Capillaren wird als eine Wundernetzbildung bezeichnet. Die Capillaren sammeln sich wieder in einer Gefäßschlinge *R. v* (Ringvene) zu einem einzigen größern Gefäß *v*, und somit handelt es sich bei den Labyrinthorganen um bipolare Wundernetze. Wie später noch nachgewiesen werden soll, gehen in

1) Gefäßast 3 konnte nicht bei allen Tieren nachgewiesen werden.

den Labyrinthorganen respiratorische Vorgänge vor sich; demgemäß zirkulieren in den Wundernetzen zweierlei Blutsorten, und deshalb kann solch ein Wundernetz auch als bipolares Rete mirabile duplex bezeichnet werden.[1]) Die stärkern Arterien brauchen sich nicht erst verschiedene Male aufzuteilen, bevor sie als zarte Gefäßstämmchen in die Bildung von Wundernetzen eingehen; häufig entspringt die zuführende Arterie *a* direkt einem Hauptast *A*, welcher Fall in Fig. 37 veranschaulicht ist. — Auch betreffs der abführenden Gefäße kommen Verschiedenheiten vor, indem nicht immer bei nur einer Arterie auch nur eine Vene vorhanden sein muß, sondern das Blut kann sich auch in zwei Venen (v_1 und v_2) sammeln, die gesondert in eine größere Vene (*V*) eintreten (Fig. 38). — In den meisten Fällen bleiben die Wundernetzbezirke nicht isoliert, sondern sie treten zu Wundernetzgruppen zusammen; es entstehen auf diese Art Kombinationen von 2, 3, 4, 5 und mehr einzelnen Wundernetzen zu einem einheitlichen Ganzen. Fig. 36 zeigt 3 Wundernetze kombiniert, und auf Fig. 35 sind 4 Wundernetzbezirke zu einer wohl umschriebenen Wundernetzgruppe vereinigt. Meist stehen einzelne benachbarte von verschiedenen Arterienästchen erzeugte Wundernetze miteinander durch zarte Venenbrücken *c* in unmittelbarer Verbindung, wie dies in den Figg. 40, 37 und 36 angedeutet ist. Um nochmals auf die Gestalt und die Anordnungsweise der Wundernetze zurückzukommen, zeigen die beiden Photographien (Fig. 21 und 22), wie auf der äußern Labyrinthtasche die Wundernetze im großen und ganzen eine mehr gedrungene Form aufweisen, während die des innern Taschenteils im allgemeinen schlanker gebaut und großzügiger angelegt sind. Dieselben Wundernetze, wie sie für die Tasche beschrieben wurden, finden sich auch auf den Labyrinthlamellen wieder, was nach dem auf S. 8 Gesagten

1) Zu Fig. 40 und den übrigen Abbildungen von Wundernetzen ist zu bemerken, daß in keinem der abgebildeten Präparate die Injektionen nach allen Richtungen hin vollständig ausgefallen sind. Da, wo sich zwischen den Capillarschlingen größere Lücken befinden, sind weitere Capillarschlingen vorhanden, die mit den benachbarten Capillaren parallel laufen. Die Präparate erscheinen auf diese Weise auch übersichtlicher, weil die Arterien, die Venen und die Capillarschlingen in dreierlei Ebenen liegen, die in der Zeichnung alle in eine Ebene projiziert werden müssen. Auf der Außenseite der Tasche verlaufen die Arterien, ganz nach innen liegen die Capillarschlingen und zwischen beiden ziehen sich die Venen hin. Bei Eintragung sämtlicher Capillarschlingen würde die Übersichtlichkeit über die Ursprungsstellen besonders notleiden.

eigentlich selbstverständlich ist.[1]) Auf dem Labyrinth sind die Wundernetze verhältnismäßig zahlreicher anzutreffen als auf der Tasche (Fig. 30).

Im Vorhergehenden wurde versäumt, auf die von Zograff (1886 und 1888) beschriebenen Wundernetze zu sprechen zu kommen. Da er die Ringvenen nicht gesehen hat und die Capillarschlingen nur andeutungsweise, so entsprechen seine Abbildungen auch nicht der Wirklichkeit. Grigorian (1901) weiß von der parallelschnurförmigen Anordnung der Capillarschlingen, aber von deren Einmündung in irgend ein abführendes Gefäß hat auch er keine Kenntnis.

Die abführenden Gefäße der Labyrinthorgane.

Das in den Wundernetzen der Labyrinthorgane zum zweiten Male durchgeatmete Blut wird, dem Gesagten zufolge, in Ringvenen abgeführt, welche die Arterien zu beiden Seiten flankieren (Fig. 36 *R. v*). Da sämtliche Arterien sich nach zwei Richtungen hin aufteilen, also sowohl zu ihrer Rechten wie zu ihrer Linken Wundernetze entstehen lassen, werden auch diese größern Arterien zur Rechten und zur Linken je von einer Sammelvene (*V*) begleitet, wie dies im mikroskopischen Bilde (Fig. 21 und 22) zu erkennen ist und auch am Totalpräparat (Fig. 17) deutlich hervortritt. Ebenso wie die Sammelvenen der Taschen zustande kommen, verhält es sich auch mit den Ring- und Sammelvenen des Labyrinths, nur sind dort diese Verhältnisse etwas schwieriger zu studieren (Fig. 30). Alle auf den Labyrinthplatten sich vereinigenden Sammelvenen fließen in eine mächtige Vena labyrinthica zusammen, welche an der Basis des Stilets aus dem Labyrinth austritt, um ihr Blut der Vena jugularis zuzuführen (Fig. 27 *v. l*). — Die Sammelvenen, welche die Arterien der äußern Labyrinthtasche flankieren (Fig. 17), fließen in der Gegend der Austrittstelle der Arteria sacc. ext. in eine einzige Vena sacc. ext. (*v. s. e*) zusammen, welche auf die hintere innere Seite der Tasche übertritt und eine Strecke weit mit dem einen Hauptast der Arteria sacculi interna parallel läuft, um in die Vena labyrinthica (*v. l*) einzumünden (Fig. 23). Kurz vor dem Eintritt der Vena sacc. ext. nimmt die Vena labyrinthica noch die beiden

1) Daß die Ränder der Lamellen nicht der Capillarnetze entbehren, wie Zograff (1886, p. 683) angibt, ist aus der Photographie deutlich zu ersehen.

Venae sacc. int. (*v. s. i*) auf, um vereint mit diesen das Blut der Labyrinthorgane der Vena jugularis (*v. j*) zuzuführen.

Die Einschaltung der Labyrinthorgane zwischen die beiden ersten Kiemen und die Aorta dorsalis hat also ganz bedeutende Verschiebungen der Kreislauforgane zustande gebracht. Vor allem wird jetzt die Frage von Interesse sein, was aus der Carotis geworden ist und woher der Körper (im Gegensatz zum Kopfe) sein Blut bezieht. Um diese Fragen zu beantworten, wird am besten eine Ventralansicht der Aorta und der sie zusammensetzenden Gefäße hergestellt (Fig. 29). Aus dieser Ansicht ist zunächst zu entnehmen, daß die beiderseitigen Carotiden ihren Ursprung aus den vereinigten abführenden Kiemenarterien III und IV nehmen, daß also der Arterienbogen III zum Carotidenbogen geworden ist. Was die Aorta betrifft, so entsteht sie vornehmlich aus den beiden Arteriae branch. eff. III und IV der linken Seite (vgl. auch Fig. 27).[1]) Die beiden Arteriae branch. eff. III und IV der rechten Seite schicken nur einen schwachen Arterienast zur Aorta. Dafür lassen die beiden letztgenannten Gefäße eine mächtige unpaare Arteria coeliaco-mesenterica entstehen, die sich am Magen, Darm und dessen Anhanggebilden aufteilt. Ferner versorgt sie die Geschlechtsorgane, die Schwimmblase und teilweise auch die Niere.[2]) Der Hauptteil der Niere wird von der Aorta versorgt, und der Aorta allein kommt die Versorgung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur zu.

Der Grund, warum die frühern Autoren immer daran festhielten, die Venen des Labyrinths müßten ihr Blut zur Aorta dorsalis schicken, ist verschiedener Natur. Einmal dachten sie sich den Gefäßverlauf bei den Labyrinthfischen ähnlich dem bei den übrigen Teleosteern, sodann kam die Schwierigkeit der Injektionen hinzu, und schließlich vielleicht noch mehr die der Präparation (selbst der injizierten Fische). Nur durch sorgfältigste Präparation kann das am Stilet austretende Gefäß freigelegt werden, weil die Labyrinthplatten und die Tasche dasselbe vortrefflich verbergen. Wer sich zum ersten Male mit diesen Verhältnissen befaßt, wird verschiedener

1) Die Aorta entsteht somit asymmetrisch.

2) Auch die beiden Arteriae subclaviae gehen aus der vereinigten 3. und 4. abführenden Kiemenarterie der rechten Seite hervor.

Versuche bedürfen, bis er so weit in der Präparation ist, das fragliche Gefäß (trotz dessen Dicke) überhaupt zu sehen, ohne dasselbe aus seinem Zusammenhang zu reißen. Zudem verläuft die Vena labyrinthica eine Strecke weit über der Carotis, ferner ist ein Teil der Vene (samt der Jugularis) mit ihren zarten Gefäßwandungen innig mit der nach innen liegenden Gehörkapsel und an einer Stelle mit der Carotis verwachsen, sodaß es bei der Präparation sehr leicht zu Rissen in den Gefäßwandungen kommt, wobei zuweilen Einmündungsstellen vorgetäuscht werden können, die natürlich nicht vorhanden sind. — Was das abführende Taschengefäß anlangt, ist ohne weiteres zu sehen, wie die Sammelvenen alle nach dem 1. Kiemenbogenende zustreben (Fig. 17). Dann aber gehört die weitere Verfolgung dieser Vena sacc. ext. bis zu ihrer Vereinigung mit der Vena labyrinthica schon mit zu den schwierigern präparatorischen Arbeiten.

Daß vor der Präparation der Fisch in den meisten Fällen entkalkt wurde, bedarf wohl keiner besondern Erwähnung.

2. *Trichogaster fasciatus.*

Die zuführenden Kiemengefäße sind bei *Trichogaster* in derselben Weise angeordnet wie bei *Anabas*; nur die 4. Kieme ist nicht in dem Maße reduziert wie bei letztgenanntem Fisch, und darum ist die 4. Kiemenarterie etwas kräftiger entwickelt.

Die zuführenden Gefäße der Labyrinthorgane.

Das Labyrinth wird von der Arteria labyrinthica (*a. l*) versorgt, welche bekanntermaßen eine Abzweigung der Arteria branch. eff. I darstellt (Fig. 26). Parallel mit dem ins Labyrinth eintretenden Stamm verläuft ein zweites Gefäß, das auch bei *Macropodus* vorhanden ist. Dieses zweite Gefäß wurde von GRIGORIAN (1900, p. 166) gesehen und für eine Vene gehalten. Dies ist nicht der Fall, denn es handelt sich hier nur um einen Seitenast der Arteria labyrinthica welcher die Grundplatte *II* mit Blut versorgt. Die außen gelegene Platte (*IV*) sowie die innere Lamelle (1) erhalten je einen Seitenast der Arteria labyrinthica, der sich auf diesen Blättern in Wundernetze aufteilt. Dasselbe gilt für Platte *III*, nur bezieht sie 2 Hauptäste von der Arteria labyrinthica. — Nach Abgabe der Arteria labyrinthica sammelt die Arteria branch. eff. I das in dem obern

Kiemendrittel durchgeatmete Blut und tritt als Arteria sacc. ext. auf die äußere Seite der Labyrinthtasche über. Dort teilt sie sich in 2—3 Hauptäste, welche sich capillar auflösen und den äußern Taschenteil mit Wundernetzen übersäen (Fig. 26 u. 28). Ähnlich verhält es sich mit der Arteria branch. eff. II. Als Arteria sacc. int. tritt sie in 2 Hauptästen, von denen der eine auf Fig. 28 dargestellt ist, auf den basalen und hintern Teil der Tasche über, um in die Aufteilung in Wundernetze einzugehen. Die Teilung der Arteria sacc. int. in ihre beiden Hauptäste erfolgt kurz nach dem Austritt aus der 2. Kieme, wobei die beiden Hauptäste etwa einen rechten Winkel einschließen (bei *Anabas* war die Zweiteilung erst später erfolgt, Fig. 23).

Die Wundernetze der Labyrinthorgane.

Über die allgemeine Anordnung der Wundernetze gibt Fig. 24 Aufschluß. Sie sind nach demselben Typus gebaut wie bei *Anabas* und sind noch etwas enger zusammengedrängt als bei dem zuerst beschriebenen Labyrinthfisch.

Die abführenden Gefäße der Labyrinthorgane.

Bei *Trichogaster* sammelt sich das auf den Labyrinthplatten hoch arteriell gewordene Blut in 4 größern Sammelvenen, die an der Basis des Stilets zusammenfließen und sich als Vena labyrinthica in die Jugularis ergießen (Fig. 28). Die Vena sacc. ext. läuft eine Strecke weit parallel mit dem einen Hauptast der Arteria sacc. int. und mündet in die Vena labyrinthica kurz vor deren Eintritt in die Jugularis.[1]) Die streng doppelte Flankierung der Arterien mit Venen ist bei *Trichogaster* nicht mehr in dem Maße durchgeführt wie bei *Anabas*; meist haben sich die Begleitvenen der größern Arterien nur auf einer Seite erhalten.

Ein Blick auf die Figg. 19 u. 20 zeigt die weitgehende Übereinstimmung der Carotiden-, Aorten- und Coeliacabildung mit *Anabas*.

---

1) Durch eine starke Eindellung der Tasche sind die hintern und innen gelegenen Gefäßpartien teilweise sichtbar gemacht worden; betreffs Normalform der Tasche s. Fig. 9.

3. *Macropodus viridi-auratus.*

Die zuführenden Kiemengefäße stimmen mit denen der beiden zuerst untersuchten Fische überein; ebenso die Gefäßversorgung der Labyrinthorgane. Die auch hier bipolaren Wundernetze sind nach demselben Typus gebaut wie bei *Anabas*, nur sind sie vielleicht bei *Macropodus* etwas dichter zusammengeordnet (Fig. 31, 25 u. 39). — Nur in der Carotiden- und Aortenbildung ist ein kleiner Unterschied gegenüber *Anabas* und *Trichogaster* zu verzeichnen, indem der 3. Arterienbogen nahezu selbständig geworden ist; d. h. die 3. und die 4. Arteria branch. eff. fließen nicht direkt ineinander über, wie bei *Anabas* und *Trichogaster*, sondern sie sind nur noch durch eine schwache Querbrücke miteinander verbunden. Der 3. Arterienbogen entwickelt aus sich allein heraus die Carotis, und der 4. Arterienbogen, speziell wieder der linke, ist somit allein auf die Bildung der Aorta angewiesen, da die Gefäßbrücke zwischen dem 3. und 4. Arterienbogen, wie gesagt, nur schwach entwickelt ist.

Ehe zur weitern Besprechung der Wundernetze geschritten wird, muß nochmals auf die Abhandlungen ZOGRAFF's aus den Jahren 1886 (p. 680) und 1888 (p. 502) zurückgekommen werden. Schon bei Beschreibung des Labyrinths als Abkömmling eines Kiemenbogens ist die Unklarheit, mit der er den ersten und letzten Kiemenbogen behandelt, geradezu auffallend. Offenbar ist er der Meinung [obwohl seine Abbildung des Macropodenlabyrinths (1888, tab. 41. fig. 1) im großen und ganzen richtig ist], der Labyrinthapparat entspringe am 4. Kiemenbogen (the hindermost branchial arch). Dies geht auch aus seiner Schemafigur des Gefäßverlaufs hervor (fig. 13), wo er die Labyrinthapparatgefäße sich von der 4. Kiemenbogenarterie abzweigen läßt.

Der ungeheure Reichtum der Labyrinthorgane an capillaren Wundernetzen muß notwendigerweise auf die Funktion dieser Organe Rückschlüsse ziehen lassen. Zunächst soll darauf hingewiesen werden, daß überall im Tierreiche, wo sich Wundernetze ausgebildet finden, es auf eine Oberflächenvergrößerung der Blutbahn abgesehen ist. „Ihre Oberflächenvermehrung kann bald hauptsächlich auf die Vermehrung des Widerstandes und lokale Veränderungen der Schnelligkeit der Blutbewegung, bald aber zugleich vorzugsweise auf mehr qualitativ chemische Wirkung der Oberflächen auf die Flüssigkeit der Röhren berechnet sein“ (MÜLLER, 1839, p. 277 u. 278). Mit der

Hemmung des Blutstromes in den Capillaren geht somit eine Veränderung der Diffusionsverhältnisse Hand in Hand. Der freien Lage der Wundernetze entsprechend, ist eine Veränderung der Diffusionsverhältnisse zugunsten der Ernährung von vornherein ausgeschlossen, und so kann die Oberflächenvergrößerung der Blutbahn bei den Labyrinthorganen nur für eine ergiebigere Respirationsmöglichkeit in Frage kommen. Es ist daher von Interesse, auch auf die histologischen Verhältnisse des Labyrinthapparats etwas näher einzugehen.

C. Histologie der Labyrinthorgane.

Der Histologie der Labyrinthorgane wurde bislang wenig Beachtung geschenkt. Es liegen in dieser Hinsicht nur die Mitteilungen Zograff's (1886 u. 1888), Grigorian's (1900) und P. E. Meyer's (1904) vor. Zograff hat den histologischen Aufbau des Labyrinths gut beschrieben, nur betreffs der Epithelverhältnisse sind seine Anschauungen unrichtig. Daß aber gerade die Kenntnis des Epithels in den Vordergrund der Untersuchung gestellt werden muß, dazu zwingt schon die eigenartige Ausbildung der Wundernetze sowie deren Deutung als Organe im Dienste der Respiration. Darum soll auch die folgende Beschreibung vornehmlich auf das Epithel und die unmittelbar unter dem Epithel gelegenen Partien beschränkt bleiben. Für die histologische Bearbeitung der Labyrinthorgane standen mir nur Macropoden zur Verfügung. Nach einigen Präparaten, die ich von der Labyrinthtasche von *Anabas* und *Trichogaster* anfertigte, kann wohl mit Recht angenommen werden, daß die Histologie des Labyrinths bei den 3 genannten Fischen in den wesentlichen Punkten übereinstimmt.

Ein injiziertes und mit Karmin nachgefärbtes Flächenpräparat der Tasche zeigt einen großen Kernreichtum um die einzelnen Wundernetzgebiete, sodaß diese gleichsam von einem Kernrahmen eingefaßt werden. Es verlaufen dort keine Gefäße, und schon früher (S. 268) wurden diese gefäßlosen Straßen, welche zwischen den einzelnen Gefäßbezirken hindurchführen, als Zwischenfelder bezeichnet. Im Capillargebiet dagegen springt die Tatsache in die Augen, daß direkt über den Capillaren der Wundernetze sich keine Kerne nachweisen lassen, während zwischen je zwei benachbarten, parallel verlaufenden Gefäßschlingen sich von Strecke zu Strecke ein Kern erkennen läßt. Der Weg dieser Kernreihen führt nach den Zwischen-

feldern. Im allgemeinen liegen die Kernreihen etwas tiefer als die Oberfläche der Capillaren.

Wie schon früher dargelegt wurde, ist die Labyrinthtasche von der Überkleidung des Labyrinths prinzipiell nicht verschieden; es stimmen die Wundernetze der Tasche mit denen auf dem Labyrinth vollkommen überein. Eine ähnliche Übereinstimmung ergibt sich wieder aus der histologischen Untersuchung der Labyrinthorgane. — Die knöcherne Grundlage des Labyrinths ist nach außen von einem Fettgewebe überzogen, das an den Lamellenrändern in ein „fächerförmig" angeordnetes Bindegewebe, ganz nach außen aber in die eigentliche Cutis übergeht (s. Zograff, 1888, tab. 41, fig. 8). Auf die Cutis folgt das Epithel. Die Capillaren liegen in Reihen angeordnet dicht unter dem Epithel. Dasselbe gilt für die Capillarschlingen der Tasche. So einfach diese allgemeinen Verhältnisse liegen, so schwierig ist es, sich über die Beschaffenheit des Epithels und dessen Beziehungen zur Cutis Klarheit zu verschaffen. Zunächst soll daran erinnert werden, daß Zograff sich in seiner im Jahre 1886 erschienenen Mitteilung nicht näher über das Epithel ausspricht, und in seinen Untersuchungen vom Jahre 1888 (p. 508) beschreibt und zeichnet er „an epidermis of many layers". Grigorian (1900, p. 165 u. 167) zeichnet über den Capillaren der Tasche von *Trichogaster* ein ein- „oder" zweischichtiges plattes Epithel, geht aber auf weitere histologische Einzelheiten nicht ein. — Auffallend ist die Beschreibung von P. E. Meyer (1904, p. 33) gegenüber seinen beiden Abbildungen von „*Macropus*". Jedenfalls habe ich auf meinen Präparaten nichts dergleichen gesehen. Zudem fehlen die Bezeichnungen auf beiden Abbildungen, und so können Meyer's Befunde nicht weiter besprochen werden.

Was die Art der Konservierung der von mir untersuchten Tiere betrifft, so wurde meist Zenker'sche Flüssigkeit oder Sublimat verwandt. In Fig. 33 ist ein Schnitt durch das respiratorische Labyrinthepithel von *Macropodus* dargestellt (Eosin-Hämatoxylinfärbung). Es ist ein deutlich einschichtiges Plattenepithel (*ep*), welches sich dicht den durchschnittenen Blutcapillaren auflegt. Die Capillaren stecken gleichsam in Löchern des Bindegewebes. Das Epithel ist jedoch durchaus nicht immer mit dieser Deutlichkeit zu erkennen. Insbesondere machen die zwischen den Capillaren sich befindenden Bindegewebszapfen (*c*) bisweilen große Schwierigkeit in der richtigen Beurteilung des Ganzen. Sind die Capillaren prall gefüllt, so sind diese Bindegewebszapfen kaum oder gar nicht zu entdecken; sind die

Capillaren weniger prall oder leer, so erwecken die Zapfen häufig sehr den Anschein, als ob sie Fortsätze des Epithels darstellten, die (ähnlich wie die bei der Froschlunge beschriebenen Epithelzapfen) bis auf die äußere faserig bindegewebige Grundlage des Labyrinths oder der Tasche herabreichen. Eine Bindegewebsfärbung (Doppelfärbung mit Tetrabromfluorescein gelöst in Pikrinsäure und Wasserblau) ergab ein Bild, wie es in Fig. 32 abgebildet ist. Zufällig ist das Taschenepithel über den Capillaren teilweise abgehoben. Unter dem platten Epithel (*ep*) läßt sich sehr schön eine scharfe Linie (*bs*) verfolgen, die als eine Basalmembran aufgefaßt werden kann. — Für die Capillaren ließ sich stets eine eigne kernhaltige Wand nachweisen, besonders an den blutleeren Stellen (Fig. 32, 33 *e. k*). Es liegen also echte Endothelzellen und somit auch echte Capillaren bei den Luftatmungsorganen der Labyrinthfische vor. — Interessant sind die Übergänge der Wundernetzgebiete, sei dies nun auf dem Labyrinth oder auf der Tasche. Die Übergänge werden durch die schon bekannten Zwischenfelder gebildet (Fig. 34). Auf den meisten Präparaten hatten sie sich vom darunter liegenden Bindegewebe abgehoben, was ihr Studium oft wesentlich erleichterte. Auch das in Fig. 34 wiedergegebene Zwischenfeld hat sich etwas von seiner Unterlage entfernt. Da sich unterhalb der Zwischenfelder keine Capillarschlingen vorfinden in der Art, wie dies bei den Wundernetzen der Fall ist, geht an den betreffenden Stellen auch keine Atmungstätigkeit vor sich, und darum ist das Epithel der Zwischenfelder normal mehrschichtig geblieben (meist sind 3 Schichten zu zählen).

Über die Zwischenfelder muß noch eine Bemerkung angefügt werden. Grigorian (1900) schreibt p. 167: „Die innere Fläche der Tasche (von *Macropodus*) ist nicht glatt wie bei *Trichogaster*, sondern sie ist von einer Anzahl sehr kleiner Auswüchse, welche die innere Taschenfläche erweitern, bedeckt. Diese Auswüchse, deren Hauptmasse aus der Bindegewebsschicht der Taschenwand besteht, sind auf ihrer Oberfläche mit Capillargefäßen bedeckt."

Es ist nun durchaus nicht sicher, ob die von Zwischenfeld zu Zwischenfeld ziehenden Capillarhöcker direkt als Auswüchse der Tasche aufgefaßt werden dürfen. In den vordern Partien der Tasche finden sich so gut wie keine oder nur ganz leichte Versenkungen der Zwischenfelder, wenigstens nicht in dem Maße, daß von einer erheblichen Oberflächenvergrößerung der Tasche gesprochen werden könnte. Ebenso zeigen sich die Zwischenfelder auf dem Labyrinth

nur wenig vertieft. Je mehr jedoch die Präparate den hintern Partien der Tasche entstammen, um so auffallender werden die Übergänge zwischen zwei Wundernetzgebieten. Die Ränder der Wundernetze können hier so weit zusammenstoßen, daß nur eine enge Spalte in einen rinnenartigen Hohlraum führt, der von den eingesenkten Zwischenfeldern gebildet wird. Fig. 34 stellt ein mittleres Stadium dar zwischen völliger Zusammenfaltung des Zwischenfeldes zu einer Rinne und zwischen einem nur wenig eingebuchteten normalen Zwischenfeld. Wie bereits früher hervorgehoben wurde, kommt insbesondere der hintern Partie der Tasche von *Macropodus* eine bedeutende Muskulatur zu, und so werden die eben beschriebenen Zustände vielleicht zum Teil auch auf Kontraktionserscheinungen der Tasche zurückzuführen sein. Vielleicht spielt auch die Art der Konservierung dabei eine Rolle.

Auf Fig. 34 sind noch die vielen Schleimdrüsen (*s. z*) bemerkenswert. Dieselben sind zum Teil sehr zahlreich in den Zwischenfeldern anzutreffen.

Physiologische Untersuchungen.

Fast alle Berichte, die uns über die Labyrinthfische aus deren Heimat zugekommen sind, erzählen immer wieder von der Fähigkeit dieser Tiere, unter Lebensbedingungen existieren zu können, denen unsere gewöhnlichen Fische vielfach erliegen würden. Schon in der Wahl ihrer Wohnstätte sind sie äußerst anspruchslos; in kleinen schlammigen Gräben, Teichen und Tümpeln finden sie ihr gutes Fortkommen. Der Sauerstoffgehalt des Atemwassers scheint also für die Labyrinthopneumata von nur geringer Bedeutung zu sein, was sich auch in der Tatsache ausspricht, daß manche dieser merkwürdigen Fische während der heißen Jahreszeit ein vorübergehendes Austrocknen des bewohnten Gewässers ohne Schaden ertragen können. Insbesondere wird aber in diesen Mitteilungen stets das eine versichert, daß nämlich die Anabatinen und die Ophiocephaliden kürzere oder längere Zeit auch außerhalb des Wassers zu leben vermögen und daß sie selbst imstande sind, ganz bedeutende Wanderungen auf dem Lande zu unternehmen.

Es scheint nun das Gegebene zu sein, die Ermöglichung eines Aufenthaltes auf dem Lande den Labyrinthorganen zuzuschreiben, und nach Kenntnis der Lage, des Baues und der Blutversorgung

dieser fraglichen Organe kann für uns kein Zweifel mehr bestehen, daß sie nur im Dienste der Respiration stehen können.

Cuvier, welche keine Gelegenheit hatte, lebende Labyrinthfische zu untersuchen[1]), sondern nur über konserviertes Material verfügte und im übrigen auf die Reiseberichte früherer Forscher angewiesen war, erkannte auch ohne weiteres in den Labyrinthorganen Hilfseinrichtungen für die Atmung; dabei dachte er, wie dies bei den Fischen eben meist der Fall ist, nur an eine Wasseratmung: „Das Labyrinth schaffe durch seine zahlreich gewundenen Lamellen kleine Höhlen, deren Wandungen als ein Wasserspeichergewebe aufzufassen seien. Verlasse der Fisch das Wasser, um eine Landwanderung zu unternehmen, so verhindern die an den Körper angepressten Kiemendeckel ein zu rasches Verdunsten des in den Labyrinthen mitgeführten Wasservorrats, welcher die Kiemen feucht erhalte und so den Kreislauf in denselben auch auf dem Lande ermögliche." — Für die die nächsten 40 Jahre blieb die Ansicht Cuvier's die herrschende, und alle bedeutendern Lehrbücher über Fischkunde und allgemeine Physiologie aus jener Zeit wie die von Meckel, Bergmann u. Leuckart, Siebold u. Stannius und von Owen schließen sich Cuvier im großen und ganzen an. Allerdings hält es Bergmann (wohl unter Berücksichtigung der Befunde Taylor's) nicht für ausgeschlossen, daß den Labyrinthorganen auch eine selbständige respiratorische Bedeutung zukommen könne. — Im Jahre 1863 trat der Wiener Anatom Hyrtl (1863, p. 14) mit der Behauptung auf, daß auch das blätterreichste Labyrinth nicht imstande sei, Wasser zurückzuhalten. Er bewies dies durch einen einfachen Versuch. Bei einem großen Exemplar eines blätterreichen Labyrinthfisches durchbohrte er das Os parietale und schaffte so einen künstlichen Zugang zur Aufnahmehöhle des Labyrinths. Durch diese Öffnung führte er einen mit Wasser gefüllten „Glastubus" ein, um das Labyrinth mit Wasser zu füllen. Da zeigte sich, daß bei geschlossenen Kiemendeckeln und geschlossenem Munde das Wasser in der Labyrinthhöhle verblieb, sobald er aber vermittels einer feinen Nadel den einen Kiemendeckel auch nur ein wenig lüftete, lief alles Wasser aus, weil es eben das Labyrinth nicht zurückhalten konnte. — Durch Profilansichten des Labyrinths (vgl. Fig. 4) kam auch Zograff zu der

1) Nach Dürigen, Fremdländische Zierfische, 2. Aufl., p. 71, wurden im Jahr 1869 die ersten lebenden Labyrinthfische (Macropoden) in Europa eingeführt.

Überzeugung, daß ein Zurückhalten des Wassers im Labyrinth unmöglich sei. Zudem wäre die geringe Flüssigkeitsmenge, die eine ganze Labyrinthhöhle fassen kann, bedeutungslos für die Respiration während eines längern Landaufenthalts. — Dieselbe Tatsache konstatiert man mit Leichtigkeit und dazu sehr anschaulich bei der Präparation eines *Anabas* unter Wasser. Ist diese soweit gediehen, wie dies auf Fig. 2 dargestellt ist, braucht man nur den Fisch aus der Präparierschale herauszuheben und in aufrechte Stellung zu verbringen, so geht das Wasser sehr schnell aus dem Labyrinth heraus, da die Labyrinthlamellen so zusammengelagert sind, daß ein möglichst rasches Ausfließen event. vorhandenen Wassers erfolgen kann. In biologischer Hinsicht ist diese Einrichtung von großer Wichtigkeit. Ist nämlich die Labyrinthhöhle einmal mit, Wasser erfüllt, so ist eine Funktion des Labyrinths ausgeschlossen und nach kurzer Zeit schon geht der betreffende Fisch ein. — Der wahre Zweck der merkwürdigen Labyrinthbildung muß also ein anderer sein als der eines Wasserreservoirs, und mit ein wenig Überlegung ist auch hier das in der Natur so häufig angewandte Prinzip der Oberflächenvergrößerung wiederzufinden, indem das lamellenreiche Labyrinth auf kleinem Raume ein mächtiges Gefäßnetz aufnehmen kann, wodurch ein ergiebiges Respirationsgeschäft ermöglicht wird.

Auf Grund einer Reihe einwandfreier Versuche gelangte Francis Day (1868, p. 274—288) zu dem Ergebnis, daß die Labyrinthfische unbedingt atmosphärische Luft zum Leben brauchen, und daß demnach die Labyrinthorgane als Luftatmungsorgane aufzufassen seien. — Eine Bestätigung bzw. eine kleine Erweiterung fand Day's Arbeit in den Beobachtungen Dobson's (1874, p. 312—321); ebenso erfuhr unsere Kenntnis über Luftatmungsorgane überhaupt weitere Bereicherungen durch die Untersuchungen Zograff's (1886 u. 1888), Sagemehl's (1887), Grigorian's (1900 u. 1901), Schachmaganow's (1900) und Meyer's (1904). Day hatte seine Versuche, die sich auf einige Ophiocephaliden und auf *Anabas scandens* sowie auf verschiedene andere nicht zu den Labyrinthopneumata gehörige Schlammfische bezogen, in der Heimat dieser Fische angestellt, ebenso Dobson, der noch *Trichogaster* in den Kreis seiner Beobachtungen zog. Seitdem scheinen in Indien keine weitern Versuche, welche den unumstößlichen Beweis des Luftatmens bei Labyrinthfischen erbringen, gemacht worden zu sein, und außer den Versuchen Meyer's (1904) scheinen auch bei uns keine wissenschaftlichen Untersuchungen über

die physiologischen Verhältnisse der Labyrinthorgane vorzuliegen. Somit erschien es wünschenswert, die bekannten Tatsachen teils nachzuprüfen, teils zu ergänzen.

Um die Versuche möglichst einwandfrei zu gestalten und keine Versuchsvorbedingungen unerfüllt zu lassen, wurde fast nie mit den Labyrinthopneumata als Versuchsfischen allein operiert; meist wurde unter denselben Bedingungen das Verhalten eines oder zweier Vergleichsfische ohne Labyrinth beobachtet. Die weitaus größere Mehrzahl der Versuche wurde in den Monaten Dezember 1905, Januar und Februar 1906 ausgeführt. Die jeweilige Temperatur ist bei den einzelnen Versuchen angegeben; der Barometerstand wurde nicht berücksichtigt (er beträgt für Tübingen im Durchschnitt 735 mm). — Es mag zunächst zweifelhaft erscheinen, ob der Winter die geeignete Jahreszeit ist, um an Fischen physiologische Versuche anzustellen. Da es sich jedoch in letzter Instanz nur darum handelt, zu entscheiden, ob die Labyrinthfische tatsächlich direkte atmosphärische Luft zum Leben benötigen, kann die Jahreszeit die Endergebnisse der physiologischen Untersuchung nicht beeinflussen. Überhaupt ist bei den einzelnen Versuchen nicht zu vergessen, daß sich keine absolut festen Zahlen oder Befunde ergeben können, da einmal Tiere derselben Art individuell oft sehr verschieden sind und da zweitens die Untersuchung in kaum zwei Fällen genau gleich angestellt werden dürfte. Aber ein Allgemeinbild, das eine wahre Beurteilung der Atemverhältnisse gestattet, muß sich immer ergeben.

A. Verhalten der Labyrinthopneumata unter normalen Verhältnissen.

a) Mehrere Macropoden werden zusammen mit *Alburnus bipunctatus* beobachtet. Die Temperatur des Aquarienwassers beträgt 17° C. Bald läßt sich die Tatsache feststellen, daß die Macropoden in ziemlich regelmäßiger Zeitfolge an die Oberfläche des Wassers geschwommen kommen, um Luft zu schnappen. Fast im selben Augenblick entweicht unter den beiden nunmehr vom Körper sich abhebenden Kiemendeckeln je eine, bisweilen mehrere Gasblasen. Die Austrittstelle entspricht der hintern Öffnung der Labyrinthtasche, durch welche die Labyrinthhöhle mit der Außenwelt in Verbindung steht. Der Vorgang des Luftholens soll kurzerhand als „Aufstieg“ bezeichnet werden. Es liegt die Vermutung nahe, daß

diese, in Pausen von 3 zu 3 Minuten erfolgenden Aufstiege funktionell die Kiemenatmung unterstützen sollen. Bei genauerm Zusehen findet sich diese Annahme auch bestätigt. Während der als Vergleichsfisch eingesetzte *Alburnus* durch regelmäßige kräftige Atembewegungen seinen Kiemen fortwährend frisches Wasser zuführt (in 1 Minute sind es ca. 86 Atembewegungen), sind bei den Macropoden nur kurze Zeit vor und nach dem Aufstiege einige ganz minimale Atembewegungen wahrnehmbar, dann setzt die Kiemenatmung aus, bis sie kurz vor dem nächsten Aufstieg wieder einsetzt. — Dem Gesagten zufolge können die Labyrinthorgane jetzt schon als Luftatmungsorgane angesehen werden, nachdem dargelegt wurde, daß sich innerhalb derselben bei dem ungeheuren Gefäßreichtum respiratorische Vorgänge abspielen müssen und daß, auf Grund der verschiedensten Erwägungen, diese Organe für eine Wasseratmung unbrauchbar sind. — Werden die Macropoden zu lebhaftern Bewegungen veranlaßt, etwa durch Sonnenbestrahlung oder infolge fortgesetzt unruhigen Verhaltens des Beobachters, so gehen die Aufstiege in rascherer Folge vor sich (von 2,25 zu 2,25 Minuten), und die Kiemenatmung wird kontinuierlich. (In 1 Minute sind zwischen 70 und 75 Atembewegungen zu zählen.) Allerdings lassen sich die Atembewegungen bei den Macropoden durchaus nicht denen des beigesetzten *Alburnus* gleichstellen, da sie so schwach sind, daß durch sie nur eine äußerst geringe Menge Atemwassers an die Kiemen geworfen werden kann. Der Mund verrät die Kiemenatmung in keiner Weise, und nur durch leichte, undulierende Bewegungen der Branchiostegalmembran sowie an schwachen Hebungen und Senkungen der Kehlgegend lassen sich die Atembewegungen feststellen und zählen. Die Wechselbeziehung zwischen Kiemenatmung und Labyrinthatmung läßt sich aber auch unter diesen Verhältnissen nicht verkennen, indem kurze Zeit vor den Aufstiegen die Kiemen in erhöhtem Maße arbeiten, um dem sich geltend machenden Sauerstoffbedürfnis der Tiere gerecht zu werden. In diesem Falle sind die Atembewegungen ziemlich energisch, bisweilen geradezu hastig, sodaß sie selbst durch Bewegungen des Mundes zu erkennen sind.

b) Dieselbe Beobachtung, die soeben an den Macropoden gemacht wurde, läßt sich auch bei *Trichogaster* anstellen. Da die *Trichogaster* sehr scheue, leicht erregbare Tiere sind, werden 2 Exemplare schon einen Tag vor der Beobachtung in einem Versuchsaquarium isoliert. Die Temperatur des Wassers beträgt 17° C.

Bald zeigt sich, daß entweder die *Trichogaster* ein geringeres Sauerstoffbedürfnis haben oder daß der Kiemenatmung der *Trichogaster* eine größere Bedeutung zukommt oder daß schließlich die Labyrinthorgane der *Trichogaster* funktionell höher stehen müssen als diejenigen der Macropoden (vgl. auch Versuch 1b u. 7). Die Aufstiege erfolgen nämlich nur alle 110 Minuten (gegen 3 Minuten bei den Macropoden). — Sehr schön läßt sich bei *Trichogaster* die erhöhte Tätigkeit der Kiemen längere Zeit vor und kurz nach den Aufstiegen feststellen. Im allgemeinen sind keine Atembewegungen wahrnehmbar; bei Tieren, die sich in leichter Erregung befinden, sind deren 40—28 pro Minute zu zählen; kurz vor oder nach einem Aufstieg sind es gewöhnlich 67—50. Etwa 2 Minuten nach einem Aufstieg verlangsamen sich die Atembewegungen wieder, sodaß ihre Zahl bis auf 28 und noch weniger in der Minute herabsinken kann. — Der kleinere der beiden *Trichogaster* fühlte sich durch die Nähe des Beobachters so belästigt, daß er nahezu $5^1/_2$ Stunden keinen Aufstieg zu unternehmen wagte. Schließlich veranlaßte ihn doch der überhandnehmende Sauerstoffmangel, gegen den seine heftig arbeitenden Kiemen nicht mehr aufkommen konnten, zum Luftschöpfen. Kurz vor diesem Aufstieg war die Zahl der Atembewegungen auf 72 pro Minute gestiegen.

c) Wie sehr es von Wichtigkeit ist, die Tiere möglichst so zu beobachten, daß sie von der Anwesenheit des Beschauers keine Ahnung haben, zeigt auch das Verhalten eines großen *Anabas scandens*. Die Wassertemperatur beträgt 18° C. Während der beiden ersten Stunden der Beobachtung wird nur von einiger Entfernung aus festgestellt, daß die Aufstiege von 18 zu 18 Minuten erfolgen. Wird nun direkt vor dem Aquarium weiter beobachtet, so ist der Fisch und die Beobachtung durch die Nähe des Beschauers so sehr gestört, daß statt der Pause von 18 Minuten zwischen dem vorletzten und letzten Aufstieg nunmehr eine solche von 57 Minuten zu verzeichnen ist.

Die einfache Beobachtung der Art der Respiration bei den Labyrinthfischen weist darauf hin, daß der Luftatmung eine größere Rolle zukommt als der Wasseratmung und daß die Kiemenatmung allein nicht auszureichen scheint, dem Körper den zum Leben nötigen Sauerstoff zu liefern. Zum Beweis dessen bedarf es jedoch einer Reihe von Versuchen, die einerseits die Kiemenatmung isoliert von der Labyrinthatmung und umgekehrt die Luftatmung isoliert von der Kiemenatmung darzustellen geeignet sind.

B. Verhalten bei ausgeschalteter Labyrinthatmung.

Versuch 1 wird bei einer Wassertemperatur von 18° C ausgeführt und bezweckt, daß die Fische von der atmosphärischen Luft abgeschlossen werden, um das Labyrinth außer Funktion zu setzen.

a) 6 Stunden vor Beginn des Versuchs wird ein Macropode, *Alburnus bipunctatus* und *Phoxinus laevis* in das Versuchsaquarium eingesetzt. Für ein sauerstoffreiches Atemwasser ist durch einen reichen Pflanzenbestand sowie durch künstliche Durchlüftung Gewähr geleistet. Beim Macropoden sind in einer Minute 67 Atembewegungen zu zählen, bei *Alburnus* 107 und bei *Phoxinus* ca. 75. In Zeiträumen von je $2^1/_2$ Minuten unternimmt der Macropode einen Aufstieg. Unmittelbar nach einem solchen wird einige Centimeter unter der Wasseroberfläche ein Netz eingespannt, sodaß die Fische von der atmosphärischen Luft abgeschlossen sind. Auf die beiden Vergleichsfische macht das Netz weiter keinen Eindruck. Dagegen stellt sich bei dem Macropoden bald eine große Unruhe ein. Erregt sucht er das ganze Netz nach einem Durchlaß ab, bis er ermattet auf den Boden sinkt. Dort atmet er so stark, daß die Atembewegungen mit Leichtigkeit auch am Munde wahrgenommen werden können. Die Versuche des Macropoden, Luft zu holen, wiederholen sich, aber bereits nach einer halben Stunde macht er ganz den Eindruck eines kranken Fisches; er hat Mühe das Gleichgewicht zu behaupten. Von nun ab erfolgen die Steigversuche nach immer größern Pausen. ($3^1/_4$ Stunden nach Einspannen des Netzes beträgt eine solche 1 Stunde und 17 Minuten, während welcher Zeit das Tier, unfähig, sich im Gleichgewicht zu erhalten, heftig atmend am Boden liegt). Während der Macropode zu Beginn des Versuchs 67 ganz minimale Atembewegungen pro Minute ausgeführt hatte, sind es jetzt 107 energische, tiefe Atemzüge, die ohne weiteres an den machtvollen Bewegungen des Mundes und der Kiemendeckel festgestellt werden können. Jeder dieser Atemzüge ist so kräftig, daß er sich dem ganzen Körper des Fisches mitteilt, sodaß sich dieser fortgesetzt in krampfhaft pendelnder Bewegung befindet. Die Atemnot nimmt mehr überhand. Die Aufstiegversuche gehen, unter Aufbietung aller Energie, wieder in rascherer Folge vor sich. Mit Gewalt will das Tier immer wieder das Netz durchbrechen, ermattet und halb betäubt taumelt es dann zu Boden. So dauert dieser Kampf 2 Stunden

lang fort; jedoch während des Ringens nach Luft werden die Atembewegungen allmählich langsamer und schwächer, bis sie am Munde kaum mehr wahrzunehmen sind. Mit verzweifelter Kraft wirft sich der Fisch noch einige Male hoch und stößt mitunter wild ans Netz, dann aber hört das Atmen ganz auf, bewußtlos taumelt das Tier auf die Seite und verendet 7 Stunden 42 Minuten nach Beginn des Versuchs.

Während des ganzen Versuchs und auch nach demselben befanden sich die Vergleichsfische vollständig wohl. Futter, das eine Stunde vor dem Tode des Macropoden durch das Netz hindurch gereicht wurde, verzehrten sie mit großer Begierde.

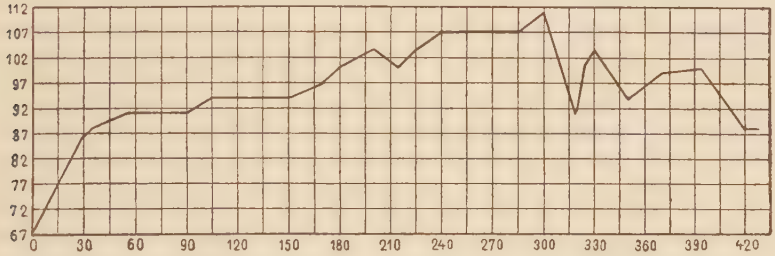


Fig. C.

Auf Textfig. C habe ich die Tätigkeit und den Verlauf der Kiemenatmung bei dem Macropoden von Anfang bis Schluß des Versuchs graphisch veranschaulicht. Die Abscisse führt die Zeitenfolge (in Minuten) der auf der Ordinate eingetragenen Zahl der Atembewegungen in je 60 Sekunden auf.

b) Bei einer Wassertemperatur von durchschnittlich 17° C wird obiger Versuch auch an einem *Trichogaster* ausgeführt. Als Vergleichsfisch wird *Alburnus* eingesetzt. Erst nach vierstündiger Beobachtung unternimmt der *Trichogaster* einen Aufstieg. (Dieser ging so rasch vor sich, daß es mir fraglich erschien, ob das Tier seinen ganzen Luftvorrat im Labyrinth erneuert habe.) Sofort nach dem Aufstieg wird das Netz eingespannt. Es dauert nicht lange, da stellen sich auch bei diesem Labyrinthfisch dieselben bedenklichen Erscheinungen ein, wie sie beim Macropoden beschrieben wurden und die in einer immer mehr sich steigernden Sauerstoffarmut des Blutes ihre Ursache haben. Eine Stunde nach Einsetzen des Netzes hat der *Trichogaster* das Gleichgewicht verloren. Trotzdem macht

er viele und energische Aufstiegversuche. Bis zu 50, ja 60mal hintereinander kann er durch heftige Stöße das Netz zu sprengen suchen. Die gesteigerte Kiemenatmung gibt sich durch wuchtige Bewegungen der Kiemendeckel und des Mundes kund. $1^1/_2$ Tage lang hält die Steigerung der Kiemenatmung an, und bis dahin ist der Fisch immer noch in einem Zustand, daß er, in normale Verhältnisse zurückversetzt, sich wahrscheinlich wieder erholt hätte. Von nun ab macht sich eine allgemeine Erschlaffung bemerkbar. Die Kiemenatmung wird matter und immer schwächer, und auch auf die ursprüngliche Steigerung der Steigversuche tritt eine Gegenreaktion ein. Die große Ruhe, eine Art leichte Betäubung, in der das Tier verharrt, scheint dessen Allgemeinbefinden etwas zu bessern; während mehrerer dieser Ruhe folgenden Stunden kann der *Trichogaster* das Gleichgewicht wieder halten. Lange dauert dieser Zustand der Erholung nicht an. Am 4. Tag der Beobachtung ist die Zahl der Atembewegungen zeitweilig auf 18 pro Minute gefallen (die Höchstzahl derselben betrug 67, die Normalzahl 28—33), und das Tier liegt, mit tief in die Orbita eingesunkenen Augen, in einer Ecke des Aquariums. Schließlich geht die Kiemenatmung nur noch unterbrochen und stoßweise vor sich, um allmählich ganz aufzuhören. — Dieser Versuch, vom Einspannen des Netzes bis zum Tode des *Trichogasters*, dauerte ca. 112 Stunden, also rund $4^1/_2$ Tage.

Auch hier zeigte der als Vergleichsfisch eingesetzte *Alburnus* keine ungewöhnlichen Erscheinungen.

c) FRANCIS DAY (1868, p. 277 f.) machte darauf aufmerksam, daß sich bei solchen unter Netz erstickten Labyrinthfischen keine Luft mehr in der Labyrinthhöhle nachweisen lasse und daß an Stelle der Luft Wasser in dieselbe eingedrungen sei. Dasselbe finde ich bei meinen Versuchstieren. Was jedoch das Wasser zum Eintritt in die Labyrinthhöhle veranlaßt, darüber soll folgendermaßen eine Erklärung zu geben versucht werden. Ein etwa 300 ccm fassendes Stöpselglas mit weitem Hals wird mit Aquarienwasser gefüllt und in dasselbe ein *Anabas scandens var. macrocephalus* eingesetzt. Einige Minuten nach einem Aufstieg wird der Stöpsel in der Weise aufgesetzt, daß keine Spur freier Luft in dem Gefäß enthalten ist. Bald sucht der *Anabas* wieder einen Aufstieg zu unternehmen. Dabei kommt es gelegentlich vor, daß der Fisch Gasbläschen aus seinem Munde ausstößt, die zweifellos der Labyrinthhöhle entstammen. Bei den kräftigen Atembewegungen, durch die das Tier Luft zu schnappen sucht, kann statt Luft nur Wasser verschluckt werden,

und so füllt sich die Labyrinthhöhle allmählich mit Wasser. Doch nicht alle Luft wird so aus dem Labyrinth entfernt werden, denn ein gewisser Prozentsatz wird auch veratmet (Day, 1868, p. 281). Dadurch wird etliche Kohlensäure frei, und somit belädt sich das ins Labyrinth eingedrungene Wasser zudem noch mit Kohlensäure, und darin liegt eine große Gefahr für das Leben des Fisches. — Während des ganzen Versuches betrug die Temperatur des Wassers 18° C. Er endigte, wie vorauszusehen, mit dem Tode des *Anabas*, 1 Stunde und 50 Minuten, nachdem er von der Luft abgeschlossen worden war.

Demnach erlaubt Versuch 1 mit aller Bestimmtheit zu behaupten, daß die Labyrinthfische direkte atmosphärische Luft zum Leben unbedingt nötig haben, daß demnach die Tätigkeit der Kiemen allein nicht genügt, eine genügende Menge Sauerstoff ins Blut überzuführen. Die Versuchsbefunde an *Macropodus* und an *Trichogaster*, miteinander verglichen, führen zu der Vermutung, daß entweder die Kiemen des *Trichogaster* funktionsfähiger sind oder, was vielleicht noch wahrscheinlicher ist, daß das Labyrinth des *Trichogaster* besser seine Funktion zu erfüllen vermag als dasjenige des Macropoden.

Versuch 2 wird mit einem Macropoden in derselben Weise angestellt wie Versuch 1. Nachdem der Fisch ziemlich erschöpft am Boden liegt und die Zahl der Atembewegungen auf 115 pro Minute gestiegen ist, wird das Netz entfernt. Sofort unternimmt der Macropode einen Aufstieg; bald darauf beträgt die Zahl der Atembewegungen nur noch 80. Bis der 2. Aufstieg erfolgt, verstreichen 30 Minuten. Nach Verlauf eines halben Tages hat sich der Fisch wieder vollständig erholt. Dadurch, daß das Netz zeitig entfernt wurde, ist also das Tier dem Tode des Erstickens entkommen.

C. Verhalten bei ausgeschalteter Kiemenatmung.

Um die Kiemenatmung auszuschalten, sodaß die zu untersuchenden Labyrinthici zur Befriedigung ihres Sauerstoffbedürfnisses ausschließlich auf ihre Luftatmungsorgane angewiesen sind, liegt es am nächsten, die Tiere in freier Luft ohne alles Wasser ihrem Schicksal zu überlassen.

Versuch 3: Bei einer Lufttemperatur von $17^1/_2{}^0$ C wird ein Macropode, ein *Trichogaster* und *Alburnus bipunctatus* in ein großes trockenes Porzellanbecken verbracht. Durch die Sprünge, welche die erregten Tiere ausführen, wird die Beobachtung zunächst etwas gestört. Trotzdem läßt sich eine gewisse Regelmäßigkeit der Atembewegungen bei allen 3 Fischen nicht verkennen.

a) So schnappt der Macropode während der ersten 10 Minuten alle 17 Sekunden Luft, ein Vorgang, der mit den Aufstiegen im Aquarium in Parallele zu stellen wäre. Für kurze Zeit ist eine Beschleunigung der einzelnen Luftaufnahmeakte zu beobachten, sodaß letztere eine halbe Stunde nach Beginn des Versuchs alle 6 Sekunden ausgeführt werden. Dann aber tritt eine Verlangsamung ein. Nach $2^1/_2$ Stunden erfolgen die Atembewegungen in Pausen von 2 zu 2 Minuten; nach 3 Stunden in solchen von $2^1/_4$ zu $2^1/_4$ Minuten. Während der nun folgenden $1^1/_2$ Stunden wird nur noch alle 15 Minuten Luft geschöpft, und schließlich geht der Macropode unter krampfartigen Zuckungen ein, nachdem er 5 Stunden 44 Minuten in freier Luft ausgehalten hatte.

b) Sofort nach Verbringen in das Porzellanbecken macht der *Trichogaster* eine Atembewegung, worauf er 10 Minuten lang bewegungslos daliegt. Nach dieser Ruhe springt er einige Male hoch, und nun wird ziemlich regelmäßig Luft geschöpft. Zunächst schnappt er jede Minute 1mal Luft; dann tritt eine Steigerung der Atembewegungen ein, sodaß er alle 48 Sekunden seinen Sauerstoffvorrat erneuert. Auf die Steigerung der Atembewegungen folgt, wie wir dies bei allen derartigen Versuchen gesehen haben, eine Verlangsamung derselben, die mit dem Tode des Tiers endigt. 2 Stunden nach Beginn des Versuchs betragen die Pausen zwischen den einzelnen Luftaufnahmen je 1,2 Minuten, nach $2^1/_2$ Stunden 1,5 Minuten, nach $4^1/_2$ Stunden 3 Minuten und nach $5^1/_2$ Stunden 4,7 Minuten. Sodann hört das normale Luftschöpfen auf, und 6 Stunden nach Verweilen in freier Luft geht der *Trichogaster* ein.

Der als Vergleichsfisch mit beobachtete *Alburnus* hatte nur $^1/_2$ Stunde ausgehalten.

Versuch 3 gibt wohl eine Vorstellung von dem Werte des Labyrinths für das Leben der Labyrinthopneumata, aber der Versuch leidet unter einem großen Mißstand. Die beiden Labyrinthfische waren nämlich nicht deshalb verendet, weil die Kiemenatmung außer Funktion sich befand, sondern der Tod war infolge vollständiger Eintrocknung des Schuppenkleides beider Tiere eingetreten.

Bereits 4 Stunden nach Aussetzen der Fische an die Luft war deren Haut ganz eingetrocknet. — Bei weitern Versuchen in dieser Richtung muß demnach in erster Linie dafür Sorge getragen werden, daß ein Eintrocknen der Haut tunlichst vermieden wird.

Versuch 4: In einen Eimer, dessen Boden entfernt und durch ein Drahtnetz ersetzt worden ist, wird eine mehrere Centimeter hohe lockere Schicht Wasserpflanzen eingelegt und auf dieselbe bei einer Lufttemperatur von 18° C ein Macropode, ein *Trichogaster* und *Alburnus* verbracht. Um einem Eintrocknen möglichst zu begegnen, wird von Zeit zu Zeit frisches Wasser eingeleitet, welches durch das Drahtnetz sofort abläuft.

a) Der Macropode scheint sich aus seiner ungewohnten Umgebung nicht viel zu machen. Seine Atembewegungen (den Aufstiegen im Aquarium entsprechend) vollziehen sich während der ersten Stunde sehr regelmäßig. Jede Minute schnappt er 2mal Luft. Dann verlangsamen sich die Luftaufnahmen, sodaß alle 2—4 Minuten neuer Sauerstoff eingenommen wird. Dasselbe ist 20, ja 27 Stunden nach Beginn des Versuchs immer noch der Fall, und der Fisch hätte sich, ins Wasser zurückversetzt, sicher wieder erholt. Die Schleimhülle überzieht noch den ganzen Körper. Leider wurde während der nun folgenden 12 Stunden versäumt, die Pflanzen frisch zu befeuchten, und so lag am andern Morgen der Macropode tot in dem Eimer. Seine eine Körperseite war vollständig eingetrocknet. Immerhin hatte der Fisch nahezu $1^1/_2$ Tage auf dem Lande sein Leben gefristet, wobei das Labyrinth ausschließlich für die Atmung aufzukommen hatte.

b) Ähnlich verhält es sich mit dem *Trichogaster*. Nur ist er von Anfang an äußerst erregt. 9 Stunden nach dem Verweilen auf den Wasserpflanzen ist seine eine Körperseite eingetrocknet. Offenbar hat das Tier nicht mehr die Kraft, sich zu kehren oder sich in die Pflanzen hineinzuarbeiten. Eine Stunde später, also nach 10stündigem Aushaltem ohne Atemwasser verendet er.

Der Vergleichsfisch (*Alburnus*) war nach einer halben Stunde tot.

Versuch 5: Eine weitere Art, die Kiemenatmung auszuschalten, wandte Francis Day (1868, p. 279) bei Ophiocephaliden mit gutem Erfolge an. Durch eine Binde befestigte er die Kiemendeckel derart am Körper, daß kein Atemwasser die Kiemen passieren konnte. Für meine Labyrinthfische erwies sich diese Methode als völlig un-

brauchbar. Wurde die Binde auch so klein als irgend möglich gewählt, so konnten die zierlichen Fische wegen der zu großen Last doch nicht unbehindert umherschwimmen. Keines der so behandelten Tiere überlebte den Versuch, selbst wenn die Binde schon nach einer halben Stunde wieder abgenommen wurde, auch nur um einen halben Tag.

Die Ausschaltung der Kiemenatmung läßt sich weit eleganter auf eine andere Art erreichen als nach den bisher genannten qualvollen Methoden. Frisch ausgekochtes Wasser enthält keinen Sauerstoff; und somit ist bei Fischen, die in solch ein sauerstofffreies Wasser eingesetzt werden, eine Erfüllung der Kiemenfunktion unmöglich. Obwohl sich die Fische in ihrem natürlichen Elemente befinden, ist die Kiemenatmung illusorisch geworden.

Versuch 6: Etwa 4 Liter Wasser werden in einer großen Kochflasche sauerstofffrei gemacht.

a) Bei einer Temperatur von 19° C wird ein Macropode. *Alburnus bipunctatus* und *Phoxinus laevis* in das sauerstofffreie Wasser eingesetzt. Nach dem, was bis jetzt über die Atmung des Macropoden festgestellt wurde, ist es nicht verwunderlich, daß dieser Fisch bei einem Aufenthalt von 20, 30 und mehr Stunden in diesem sauerstoffarmen Wasser keine Krankheitserscheinungen zeigt. Die Luftatmung reicht eben allein zur Befriedigung des Sauerstoffbedürfnisses aus. Weil aber Labyrinthatmung und Kiemenatmung unter normalen Verhältnissen einander ergänzen, gehen die Aufstiege in ausgekochtem Wasser viel rascher vor sich als im Aquarium. Da lag zwischen zwei Aufstiegen eine Pause von $2^1/_2$—3 Minuten, jetzt schnappt der Macropode alle 50 Sekunden Luft. — Die Zahl der Atembewegungen bleibt sich während des ganzen Versuches annähernd gleich, es sind etwa 75 in einer Minute.[1])

5 Minuten nach Einsetzen der Fische kann *Alburnus* das Gleichgewicht nicht mehr halten. Seine Atembewegungen sind äußerst hastig (200—300 in 1 Minute gegen 86 in normalem Wasser). Er

1) In einem andern Fall hielt ich 2 Macropoden und 1 *Anabas* 14 Tage lang in einer verdunkelten Kochflasche, das Wasser wurde in keiner Weise durchlüftet, und trotzdem waren die Fische nach den 14 Tagen so kerngesund wie zuvor. Die Kochflasche war bis an den Hals gefüllt, sodaß nur eine äußerst kleine Wasseroberfläche mit der Luft in Berührung stand.

schnellt sich nach oben und hängt sich gleichsam einige Minuten an die kleine Wasseroberfläche. Nach 35 Minuten sinkt er erschöpft zu Boden, und nach 42 Minuten schwimmt er nochmals erregt umher. Das Atmen wird eingestellt, und nach 50 Minuten, vom Anfang des Versuchs an gerechnet, ist der Fisch tot.

Im Gegensatz zu *Alburnus* zeigt *Phoxinus* ein recht auffälliges Benehmen. Er schnappt von Zeit zu Zeit Luft und schwimmt $1^1/_4$ Stunden nach Einsetzen in das ausgekochte Wasser noch ganz munter umher. Natürlich sind auch seine Atembewegungen sehr beschleunigt. Nun wird der Fisch in ein kleineres Gefäß versetzt, dessen Wasser zuvor sauerstofffrei gemacht wurde, und von der Luft abgeschlossen. Selbst dort lebt er noch $1^1/_2$ Stunden. Im ganzen hatte er unter denkbar ungünstigsten Verhältnissen 3 Stunden ausgehalten, eine für einen Flachwasserfisch ziemlich auffallende Erscheinung.[1])

b) Bei einer Temperatur von 15° C wird ein *Trichogaster* mit *Alburnus* in eine Flasche ausgekochten Wassers eingesetzt. Im normalen Wasser hatte der *Trichogaster* alle 110 Minuten Luft geschöpft; der Sauerstoffmangel des ausgekochten Wassers veranlaßt ihn, alle 18 Minuten einen Aufstieg zu unternehmen. — Dieser Versuch zeigt besonders schön den Zusammenhang zwischen Kiemen- und Labyrinthatmung. Schon mehrere Minuten vor (und auch nach) den Aufstiegen versucht der Fisch durch mächtige Atembewegungen seinen Kiemen eine ergiebigere Funktionsmöglichkeit zu schaffen. — Der Vergleichsfisch (*Alburnus*) war erst nach 84 Minuten tot, derjenige desselben Versuchs mit dem Macropoden bereits nach 50 Minuten. Offenbar waren die verschiedenen Temperaturen, unter denen die Fische beobachtet wurden, die Ursache des verschiedenen Verhaltens beider. Dieser Versuch findet sich im 10. Versuche wiederholt, wo die Aufstiege bei verschiedenen Temperaturen beobachtet werden.

Auch Versuch 6 zufolge kann dem Labyrinth ein höherer physiologischer Wert beigemessen werden als den Kiemen, welche in re-

---

1) Daß hierbei jedoch der Schwimmblasensauerstoff keine Rolle spielt, beweist eine Analyse, die Herr Prof. Dr. v. HÜFNER so liebenswürdig war auszuführen, und dem ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte. Der Analyse zufolge setzt sich das Schwimmblasengas bei *Phoxinus* folgendermaßen zusammen: Stickstoff 90,49%, Sauerstoff 6,71% und Kohlensäure 2,8%.

spiratorischer Hinsicht von ganz untergeordneter Bedeutung für das Leben der Labyrinthfische sind.[1])

D. Verhalten bei ausgeschalteter Labyrinth- und Kiemenatmung.

Versuch 7: Bei einer Temperatur von 18° C wird ein Macropode, ein *Trichogaster*, *Alburnus* und *Phoxinus* in dem ausgekochten Wasser einer großen Kochflasche beoachtet, nachdem sofort nach Einsetzen der Fische diese durch ein Netz von der Luft abgeschlossen wurden.

Der Macropode kann schon nach 6 Minuten das Gleichgewicht nicht mehr behaupten; er atmet sehr heftig und unternimmt energische Aufstiegsversuche. Es folgt ein Zustand einer immer größer werdenden Erschlaffung, das Atmen verlangsamt sich und hört schließlich ganz auf. Bereits 27 Minuten nach Einsetzen der Fische ist der Macropode tot.

Etwas weniger sauerstoffbedürftig erweist sich der *Trichogaster*. Seine Atembewegungen sind kolossal beschleunigt, seine Aufstiegsversuche gleichen wilden Sprüngen. Es vergehen 17 Minuten, bis er nicht mehr das Gleichgewicht halten kann. Dann aber befällt den Fisch eine große Mattigkeit, die sich insbesondere an den abgebrochenen, immer langsamer werdenden Atembewegungen bemerkbar macht. Bald darauf wird das Atmen ganz eingestellt, und 10 Minuten später ist der *Trichogaster* verendet. Er hatte 44 Minuten ausgehalten.

Am längsten leben die Vergleichsfische. *Alburnus* geht erst nach 57 Minuten ein, und *Phoxinus* fristet unter den gegebenen Bedingungen 1 Stunde und 40 Minuten sein Leben.

---

1) MEYER (1904, p. 15), der einem *Anabas* durch ein Gummiband die Kiemendeckel festlegte, beschreibt, wie dieser Fisch in „altem“ Wasser bald matt auf der Seite lag, „während ihm das übergestreifte Gummiband in reinem Wasser das Wohlbefinden nicht minderte“. Diese Angabe ist meines Erachtens unwahrscheinlich. Entweder übte das Band, solange der Fisch in „altem“ Wasser war, einen zu starken Druck aus, sodaß dieser den Fisch betäubte (ein kunstgerecht angebrachtes Band würde dem Fisch auch in „altem“ Wasser nichts schaden), und in „reinem“ Wasser war die Binde gut angebracht, oder aber hatte die Beobachtung in „reinem“ Wasser zu kurz gedauert; nach $^1/_2$—$^3/_4$ Stunden wäre der Fisch vielleicht doch matt auf der Seite gelegen.

Versuch 7 ist in mehrfacher Hinsicht interessant. Einmal zeigt er, daß die Labyrinthopneumata bei ihrem Leben außerhalb des Wassers tatsächlich auf ihr Labyrinth angewiesen sind, daß sie also kein anderweitiges Sauerstoffreservoir besitzen, das ihnen auch nur einen kurzen Aufenthalt auf dem Lande ermöglichen könnte (sonst wären die Labyrinthici während des Versuchs nicht so rasch eingegangen). Dann aber deutet dieser Versuch, wie so viele andere, immer wieder darauf hin, daß den Labyrinthopneumata ein größeres Sauerstoffbedürfnis zukommt als Fischen ohne akzessorische Atmungsorgane. Die Leistungsfähigkeit der Kiemen erscheint herabgesetzt; die Kiemenatmung verschwindet nahezu gegenüber der Labyrinthatmung, kurzum die Kiemen scheinen bei den Labyrinthfischen im Laufe der Zeit einer immer mehr sich geltend machenden Reduktion anheimzufallen.

Der Vollständigkeit halber soll nochmals auf einige eigentümliche Lebensgewohnheiten bei den Labyrinthopneumata zurückgekommen werden. Den bis jetzt besprochenen physiologischen Versuchen zufolge liegt darin, daß gewisse Labyrinthfische wohl imstande sind, auf feuchtem Grase bedeutende Landwanderungen zu unternehmen, keine auffallende Erscheinung mehr. Zudem weiß jeder, der schon lebende Anabatinen gehalten hat, wie sich diese Fische gewandt mit Hilfe ihrer gespornten Kiemendeckel in aufrechter Lage auf dem Lande fortbewegen.

Was die Kletterkunst der „*Perca scandens*“ betrifft, so läßt sich experimentell nur das feststellen, daß er auf steilen Unterlagen (mit 45—60% Steigung) emporklettern kann, insofern seinen Kiemendeckeln nur die nötigen Angriffspunkte geboten sind. Daß er zu gewissen Jahreszeiten, während eines Monsuns (Mitchell, 1864, p. 119), gelegentlich an Palmstämmen kletternd angetroffen wird, ist ja möglich, jedenfalls aber eine rein zufällige Erscheinung. Statt der Palme hätte es ebensogut eine steile Böschung sein können, an der er hinaufzuklettern versuchte.

Die Mitteilungen über die Fähigkeit verschiedener indischer Schlammfische, ein vorübergehendes Austrocknen der bewohnten Gewässer ohne Schaden ertragen zu können, sind nicht ohne weiteres ins Reich der Fabel zu verweisen (Day, 1868, p. 286). Immerhin wäre es sehr erwünscht, wenn jetzt endlich einmal diese Verhältnisse einwandfrei nachuntersucht würden.

E. Verhalten bei verschiedenen Temperaturen.

Bei einem Vergleich einiger physiologischer Versuche Dobson's mit den meinen ergaben sich so große Zahlendifferenzen, daß zunächst starke Zweifel in mir aufkamen, ob Dobson seine Versuche auch in geeigneter Weise angestellt habe. So soll ein *Anabas* unter Netz bereits nach 12 Minuten verenden, meine Tiere gingen erst nach 1—2 Stunden ein. Oder *Trichogaster* soll ebenfalls bei ausgeschalteter Labyrinthatmung nach ca. 4 Stunden erstickt sein, während mein Versuchsfisch $4^1/_2$ Tage am Leben blieb. Bald wurde ich gewahr, daß die Differenzen nur von den verschiedenen Temperaturen herrührten, bei denen wir operierten. Dobson machte seine Beobachtungen bei 30—33° C (Day die seinigen bei Temperaturen bis zu 36° C); meine Versuche beziehen sich auf Wassertemperaturen von 15—20° C. Ich war demgemäß genötigt, einige der früher erledigten Versuche bei höherer Temperatur zu wiederholen.

Versuch 8: a) Ein Macropode wird bei 23° C in einem kleinen Aquarium von der Luft abgesperrt. Er verendet nach einer Stunde und 20 Minuten. (Der Macropode bei 18° C hielt, allerdings in einem viel größern und besser durchlüfteten Aquarium, 7 Stunden und 42 Minuten aus.)

Derselbe Versuch bei 32° C mit einem kleinen Macropoden ausgeführt, führt den Erstickungstod des Tieres bereits nach 8 Minuten herbei.

Ebenso wird bei $32^1/_2$° C ein alter und ein junger Macropode unter Netz erstickt. Das kräftigere Tier hält 13 Minuten aus, der kleinere Fisch nur 10 Minuten.

Um mich zu vergewissern, ob nicht die ungewohnt hohe Temperatur die Fische getötet habe, setzte ich einen jungen Macropoden in das kleine Aquarium bei einer Temperatur von 17° C ein und erwärmte das Wasser ganz allmählich (wie dies bei den erstickten Fischen auch gemacht wurde), bis dasselbe eine Temperatur von $32^1/_2$° C angenommen hatte. Meist hielt sich der Fisch an der Oberfläche des Wassers auf, schwamm wenig, hielt aber während einiger Stunden ganz gut aus. Beim langsamen Abkühlen des Wassers fühlte sich der Fisch wieder besser und schwamm bei einer Temperatur von 26—23° C besonders lebhaft umher.

b) In einem kleinen gut durchlüfteten Aquarium wird bei einer Wassertemperatur von 31° C ein *Trichogaster* von der atmosphärischen Luft abgesperrt. Nach $3^1/_2$ Stunden ist der Fisch erstickt. (Der bei 17° unter Netz gehaltene *Trichogaster* lebte $4^1/_2$ Tage.)[1])

Das Sauerstoffbedürfnis wechselt demnach ungeheuer mit der Temperatur. Da nun bei den Labyrinthici der Sauerstoffbedarf größtenteils durch die Luftatmung gedeckt wird, diese aber direkt der Beobachtung in Form der Aufstiege zugänglich ist, soll im folgenden das Atembedürfnis bei verschiedenen Temperaturen experimentell festgelegt werden.

Versuch 9: In einem ca. 2 Liter haltenden Becherglas, welches als Beobachtungsaquarium hergerichtet wurde, wird dieser Versuch an einem kräftigen Macropoden ausgeführt. Für ein sauerstoffreiches Atemwasser ist durch reichlichen Pflanzenwuchs Sorge getragen. Die Beobachtung wird bei niederer Temperatur begonnen und letztere ganz langsam gesteigert. Wenn die nächstfolgende Beobachtungstemperatur erreicht ist, wird erst $^1/_2$—1 Stunde später die Beobachtung bei der betreffenden Temperatur gemacht. Es ergibt sich, daß das Sauerstoffbedürfnis direkt proportional der Temperaturerhöhung ist:

Bei 10° C	betragen	die	Aufstiegsintervalle	je	18 Min.
„ 14,6° C	„	„	„	„	7 „
„ 20° C	„	„	„	„	2,5 „
„ 25,5° C	„	„	„	„	1,5 „
„ 30° C	„	„	„	„	40 Sek.
„ 32° C	„	„	„	„	29 „

Mein Freund Herr cand. rer. nat. Eugen Benz hatte die Liebenswürdigkeit, mit dem Wasser dieses Versuchs einige Sauerstoffanalysen

1) Es ist nicht ratsam, mit derartig hohen Temperaturen zu arbeiten. Geschieht die Überführung von der niedern zur hohen Temperatur auch ganz langsam, so setzt man sich doch leicht der Gefahr aus, für die physiologische Beurteilung des Labyrinths unbrauchbare Befunde zu erhalten. Die *Trichogaster* z. B., die bei uns eingeführt sind und an das verhältnismäßig kalte Aquarienwasser sich angewöhnt haben, leiden bei Temperaturen von 33—35° C so sehr, daß sie bald das Gleichgewicht verlieren und ernstlich krank werden. Bei allen Versuchen in dieser Richtung zeigte sich, daß bei einer Temperatur von ca. 26° C die Lebensäußerungen der Labyrinthopneumata energischer sind als bei jeder andern Temperatur.

auszuführen. Bei 14° C war in einem Liter Wasser 6,4 ccm Sauerstoff enthalten, und bei 30° C war immer noch ein Sauerstoffgehalt von 2,94 ccm pro Liter nachweisbar. — Bei 19° C (Versuch 6) waren in vollständig sauerstofffreiem Wasser die Aufstiege alle 50 Sekunden erfolgt, nun gehen sie bei 30° C, obwohl noch ca. 3 ccm Sauerstoff im Liter Wasser enthalten ist, alle 40 Sekunden vor sich. Es kann somit zum geringsten Teil nur die mit der steigenden Temperatur überhand nehmende Sauerstoffarmut des Wassers diese erhöhte Zahl der Aufstiege bedingen, sondern es handelt sich dabei hauptsächlich um die direkte Einwirkung der Wärme auf die Fische selbst. Die gesamten Lebensäußerungen (vermehrtes Atmen, raschere Circulation, lebhaftere Bewegungen, vermehrter Stoffwechsel u. s. f.) sind somit nichts anderes als eine Funktion der Temperatur. Auch die beiden folgenden Versuche bestätigen dies in ganz anschaulicher Weise, wo der Einfluß des Sauerstoffs, so gut als dies praktisch möglich ist, eliminiert wird.

Versuch 9: Die Aufstiege eines Macropoden und eines *Trichogaster* werden in einem im Vacuum luftfrei gemachten Wasser bei $27^1/_2{}^0$ C beobachtet. Die Aufstiegsintervalle betragen beim Macropoden 32 Sekunden, beim *Trichogaster* 1 Minute. Bei der nachfolgenden Abkühlung des Wassers auf 16° C unternimmt der Macropode alle 1,6 Minuten, der *Trichogaster* alle 3,6 Minuten einen Aufstieg.

Versuch 10 (Gegenversuch von 9): Bei einer Temperatur von 14° C wird ein Macropode und ein *Trichogaster* in das im Vacuum luftfrei gemachte Wasser einer Spritzflasche eingesetzt. Der Macropode erneuert seinen Luftvorrat alle 1,6 Minuten, der *Trichogaster* alle 17 Minuten. Nun wird das ausgekochte Wasser angewärmt, und bei 27° C werden die Tiere von neuem beobachtet. Da schnappt der Macropode alle 30 Sekunden Luft, und der *Trichogaster* alle 1,8 Minuten.[1])

Die physiologischen Versuche haben, ebenso wie die morphologischen Untersuchungen, dargetan, daß das Atmen der freien atmo-

1) Einen andern *Trichogaster* in ausgekochtem Wasser beobachtete ich bei einer Wassertemperatur von 15° C. Die Aufstiege erfolgten in Pausen von 7,5 zu 7,5 Minuten. Bei einer Steigerung der Temperatur auf 22° C gingen die Aufstiege alle 4 Minuten vor sich.

sphärischen Luft bei den Labyrinthfischen nicht zu leugnen ist. Warum gerade die Labyrinthfische, wie noch so viele andere Schlammfische, Luftatmer sind, sieht Sagemehl (1887, p. 321) in den biologischen Verhältnissen, wie sie bei diesen Fischen angetroffen werden, begründet: Für das Leben im Schlamme oder für Wanderungen auf dem Lande ist unter allen Umständen das Atmen der direkten atmosphärischen Luft rationeller als das Mitführen einer geringen Menge respirablen Atemwassers. Obwohl der Sauerstoff der Luft in höherm Maße vom Wasser aufgenommen wird als der Stickstoff, ist doch der Prozentsatz, den selbst ein mit Luft gesättigtes Wasser an Sauerstoff aufweist, ein äußerst geringer. Dagegen führt die Luft konstant ca. 22 % Sauerstoff. Das umgekehrte gilt für die Kohlensäure. Ein Wasser kann nahezu mit Kohlensäure gesättigt sein, während die Luft fast immer nur ca. 0,04 % Kohlensäure enthält.

Eine eigentümliche Erscheinung, die vielleicht mit dem Luftatmen in Zusammenhang steht, ist die dorsale Lage, die der Mund bei den Labyrinthfischen einnimmt, sowie dessen bedeutende Protraktilität. Gezwungen, in regelmäßigen Pausen aufzusteigen und die Lufterneuerung durch den Mund vorzunehmen, haben die Labyrinthfische allmählich die ursprünglich tiefere frontale Lage des Mundes eingebüßt, und es wurde dieser immer mehr dorsalwärts verschoben. Bei der Nahrungsaufnahme wäre aber eine solche Lage des Mundes recht unbequem, ja nahezu unmöglich, wenn die Fische auf dem Grunde ihrer Nahrung nachgehen; darum ist der Mund in so hohem Maße vorstülpbar.

Schließlich dürfte es von vergleichend anatomischem Interesse sein, nochmals auf die Tatsache hinzuweisen, daß das Herz der Labyrinthfische gemischtes Blut enthält. Daß auch diese Erscheinung mit dem Luftatmen in Zusammenhang steht, kann wohl kaum bestritten werden, indem es noch eine ganze Reihe von Beispielen gibt, wo amphibisch lebende Fische ihrem Herzen gemischtes Blut zuführen. Insbesondere ist der Kreislauf des *Monopterus javanensis*, der vor kurzem von Volz (1906) nachuntersucht wurde, sehr nahe mit dem der Labyrinthfische verwandt, nur sind bei *Monopterus* die Kiemen in bedeutend höherm Maße reduziert als bei den Labyrinthfischen.[1]) Aber auch bei den Dipnoern und selbst den Amphibien

1) Daß der Darm von *Monopterus*, wie es sich Volz (1906, p. 178 f.) vorstellt, respiratorisch sein soll, halte ich der von Volz dargestellten

mit Kiemen und Lungen erinnert der Kreislauf in gewissen Punkten immer noch so sehr an den der Labyrinthopneumata, daß bei der Übereinstimmung gewisser Abschnitte des Gefäßverlaufs bei amphibisch lebenden Tieren von Zufälligkeiten nicht die Rede sein kann.

Abbildung 3 zufolge nicht für erwiesen, da die in der betreffenden Abbildung eingezeichneten Blutgefäße gerade so gut nutritiver Art sein können.

Literaturverzeichnis.

1797. Daldorff, Natural history of Perca scandens, in: Trans. Linn. Soc. London, Vol. 3, p. 62—63.

1831. Cuvier et Valenciennes, Histoire naturelle des Poissons, Vol. 7, p. 241—330.

1831. Taylor, On the respiratory organs and air-bladder of certain fishes of the Ganges, in: Edinburgh Journ. Sc. (N. S.), Vol. 5, p. 33—50.

1833. Meckel, J. F., System der vergleichenden Anatomie, Teil 6, Halle.

1838. Hyrtl, Beobachtungen aus dem Gebiete der vergleichenden Gefässlehre, in: Med. Jahrb. österr. Staates (N. F.), Vol. 24, p. 69—91.

1839. Müller, Joh., Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, in: Abh. Acad. Wiss. Berlin aus dem Jahre 1839, p. 175—303.

1846. Peters, Wilh., Ueber eine neue Gattung von Labyrinthfischen aus Quellimane, in: Arch. Anat. Physiol., p. 480—482.

1852. Bergmann und Leuckart, Anatomisch-physiologische Uebersicht des Tierreichs. Vergleichende Anatomie und Physiologie, Stuttgart, p. 224.

1853. Hyrtl, Ueber das Labyrinth und die Aortenbogen der Gattung Ophiocephalus, in: SB. Acad. Wiss., math.-nat. Cl., Vol. 10, Heft 1, p. 148—153.

1853. Peters, Wilh., Ueber das Kiemengerüst der Labyrinthfische, in: Arch. Anat. Physiol., p. 427—430.

1854. Stannius, H., Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere, 2. Aufl., Berlin, p. 215—216.

1858. Canestrini, J., Ueber die Stellung von Ophiocephalus im System, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 8, p. 437—440.

1860. —, Zur Systematik und Charakteristik der Anabatinen, ibid., Vol. 10, p. 697—712.

1863. HYRTL, J., Ueber das Leben von Polyacanthus, in: Denkschr. Acad. Wiss. Wien, math.-nat. Cl., Vol. 21, p. 11—16.

1864. MITCHELL, On the climbing habits of Anabas scandens, in: Ann. Mag. nat. Hist. (3), Vol. 13, p. 117—119.

1866. OWEN, Compar. Anatomy and physiology of Vertebrates, Vol. 1, p. 487.

1868. DAY, FRANCIS, Observations on some of the fresh-water fishes in India, in: Proc. zool. Soc. London, p. 274—288.

1874. DOBSON, G., Notes on the respiration of some species of Indian fresh-water fishes, ibid., p. 312—321.

1886. GÜNTHER, ALB. C. L. G., Handbuch der Ichthyologie (übers. v. HAYEK), Wien, p. 365—369.

1886. ZOGRAFF, NICH., Ueber den sogen. Labyrinthapparat der Labyrinthfische, in: Biol. Ctrbl., Vol. 5, p. 679—686.

1887. SAGEMEHL, M., Die accessorischen Branchialorgane von Citharinus. in: Morphol. Jahrb., Vol. 12, p. 307—324.

1888. ZOGRAFF, NIK., On the construction and purpose of the so-called labyr. apparatus of the lab. fishes, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 28, p. 501—512.

1897. DÜRIGEN, BRUNO, Fremdländische Zierfische, 2. Aufl., Magdeburg, p. 69—159.

1900. GRIGORIAN, CONST., Beitr. zur Kenntnis der Luftatmungsorgane der Labyrinthici und der Ophiocephaliden, in: Zool. Anz., Vol. 23, p. 161—170.

1900. SCHACHMAGANOW, TH., Ein eigentümlicher Luftatmungsapparat bei Betta pugnax, ibid., Vol. 23, p. 385—387.

1901. GEGENBAUR, CARL, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Leipzig.

1901. GRIGORIAN, CONST., Die Luftatmung der Fische, Ref. in: Zool. Ctrbl., Jg. 9, No. 7, p. 218—219.

1904. MEYER, P. E., Die Kiemenhöhle und das Kiemengerüst bei den Labyrinthfischen, Diss. Bern, 1904.

1906. VOLZ, WALTER, Der Circulations- und Respirationsapparat von Monopterus javanensis LAC., in: Zool. Jahrb., Vol. 23, Anat., p. 163—186.

1906. WIEDERSHEIM, R., Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 6. Aufl.

Erklärung der Abbildungen.[1])

lh Labyrinthhöhle
ll Labyrinthlamellen
lst Labyrinthstamm
lt Labyrinthtasche
mh Mundhöhle

Tafel 1.

Fig. 1. *Anabas scandens var. macroceph.* Die Mundhöhle der linken Seite ist eröffnet und der Fisch in ventraler schiefer Ansicht dargestellt. *r* Rand, *s* Sinus. 4 : 3.

Fig. 2. *Anabas scandens.* Das Labyrinth der linken Seite ist freigelegt. *kn* tellerförmiges Nebenorgan, welches den Eingang zur Labyrinthhöhle verschließt. 2 : 3.

Fig. 3. *Anabas scandens.* Die verschiedenen Knochenstücke, welche den Abschluß der Labyrinthhöhle nach außen und oben bedingen, sind entfernt, um die Lage und Größe der Labyrinthtasche zu zeigen. *r* Rand. 2 : 3.

Fig. 4. Profil des linken Labyrinths eines *Anabas sc. v. m.* Der Kiemenbogen ist vom „tellerförmigen Nebenorgan" ab bis zum Kiemenbogenende (*Ke*) verdickt. *II, III* und *IV* sind die Grundplatten, *1* und *5* die Lamellen des Labyrinths. *st* Stilet. 3 : 1.

Fig. 5. Schädel eines *Anabas scandens* von der Seite gesehen. Bez. folgt in Fig. 7. *pfr* Postfrontale. 1 : 1.

Fig. 6. *Anabas sc.* Der 1. Kiemenbogen ist mit dem Labyrinth herausgenommen, um die Insertion der Labyrinthtasche am 2. Kiemenbogen zu zeigen. *Ki. I* 1. Kieme, *Ki. II* 2. Kieme. 2 : 3.

---

1) Die Figg. 1—14 wurden von Herrn KIENNINGERS gezeichnet, die übrigen (mit Ausnahme der Photographien) habe ich selbst angefertigt.

Fig. 7. *Anabas sc.* Schädel in ventraler Ansicht schief von hinten. 1 : 1.
bs Basisphenoid, *ep* Epioticum, *fr* Frontale, *g* Gehörkapsel, *hy* Hyomandibularbogen, *o* Operculum, *o. b* Occ. basilare, *o. l* Occ. laterale, *orb* Orbitalknochen, *o. s* Occ. superius, *pa* Parietale, *p. o* Präoperculum, *p. s* Parasphenoid, *pt* Pteroticum, *s. o* Suboperculum, *vo* Vomer.

Fig. 8. *Anabas sc. v. m.* Das Mundhöhlendach ist bloßgelegt, um die Verbindung zwischen Mund- und Labyrinthhöhle zu veranschaulichen. *e* Eingang zur Labyrinthhöhle; derselbe ist halb geöffnet, von unten her ragt der knopfförmige Fortsatz (*kn*) des 1. Kiemenbogens in die Öffnung. *g* verdickte Gaumenschleimhaut, *kn* tellerförmiges Nebenorgan. 2 : 1.

Fig. 9. Labyrinthtasche von *Trichogaster fasc.* *a* Austrittsöffnung aus der Labyrinthhöhle. 1 : 1.

Fig. 10. Labyrinth des *Trichogaster. II, III, IV* sind die 3 Grundplatten des Labyrinths. 4 : 3.

Fig. 11. Rechtes Labyrinth des *Trichogaster* im Profil. *1* ist die durch Umkrempelung von *III* entstandene, am weitesten nach innen gelegene Lamelle. 3 : 1.

Fig. 12. *Trichogaster fasc.* Das Labyrinth ist mit einem Teil des 1. Kiemenbogens herausgenommen, um die Befestigung der Tasche am obern Drittel des 2. Kiemenbogens zu demonstrieren. *Ki. I* 1. Kieme, *Ki. II* 2. Kieme, *q* Hauptverankerungsstelle der Tasche. 4 : 3.

Fig. 13. Labyrinthtasche von *Macropodus viridi-auratus.* Die Taschenwand ist an ihrem ventralen äußern Ende etwas hochgezogen, um den wulstig verdickten Taschenrand *r* zu zeigen, der in eine entsprechende Grube des 1. Kiemenbogens paßt. *s* Verwachsungsstreifen. 4 : 3.

Fig. 14. Linkes Labyrinth von *Macropodus. I, II* und *III* sind die das Labyrinth zusammensetzenden Platten. 4 : 1.

Fig. 15. Jugendliches Labyrinth von *Macropodus.* Platte *I* ist erst andeutungsweise vorhanden. 4 : 1.

Fig. 16. Linkes Labyrinth eines erwachsenen Macropoden; die Platte *I* hat ihre größtmögliche Ausbildung erreicht. 2 : 1.

Fig. 17. Zuführende und abführende Labyrinthtaschengefäße der äußern Seite von *Anabas sc. v. m.* *a. s. e* Art. sacculi ext., *1, 2, 3* die Hauptäste dieser Arterie. 11 : 3.

Fig. 18. Labyrinth eines *Anabas sc. v. m.*, in welches die gröbern zuführenden Labyrinthgefäße eingezeichnet sind. *II, III, IV* Grundplatten, *u* Umbiegungsrand der Platte *IV* zur Bildung der Lamelle *5*. Der Umbiegungsrand der Platte *III* in die Lamelle *1* ist nicht angedeutet. *kn* tellerförmiges Nebenorgan. 3 : 1.
a. l Art. labyrinthica, *a. b. e* Art. branch. eff., *a. b. a* Art. branch. aff.

Fig. 19. Aortenbildung bei *Trichogaster.* Linke Seite. 8 : 3.
ao Aorta, *car* Carotis, *g* Gehörkapselregion, *n* Nierengefäßchen, *scl* A. subclavia (entspringt rechterseits).

Fig. 20. Aortenbildung bei *Trichogaster*. Rechte Seite. Bezeichnung wie in Fig. 19. 8 : 13.
int Intestinalarterie, *z* vereinigte abführende Kiemenarterien 3 und 4 der linken Seite.

Tafel 2.

Fig. 21. Photographische Aufnahme der injizierten Labyrinthtasche der linken Seite von *Anabas sc. v. m.*, äußerer Teil. Diese Photographie soll ein Übersichtsbild über die Anordnungsweise und die Gestalt der Wundernetze auf der Tasche geben. 15 : 1.

Fig. 22. Photographie eines Teils der innern Labyrinthtasche von *Anabas sc. v. m.* 16 : 1.

Fig. 23. Profilansicht der Labyrinthtasche von *Anabas sc. v. m.* zur Darstellung der innern, hintern und obern Gefäßverhältnisse der Tasche. 6 : 1.
a. s. e Art. sacc. ext., *a. s. i* Art. sacc. int., *v. j* Vena jugularis, *v. l* Vena labyrinthica, *v. s. e* Vena sacc. ext., *v. s. i* Vena sacc. int.

Fig. 24. Photographie eines Teils der injizierten Labyrinthtasche von *Trichogaster*. 25 : 1.

Fig. 25. Photographie eines Taschenteils von *Macropodus*. Nur die Arterien sind injiziert, in den Venen haben sich die Blutkörperchen angestaut und bringen die Venen auf diese Art zur Darstellung. 20 : 1.

Fig. 26. Zuführende Labyrinth- und zuführende Taschengefäße von *Trichogaster fasc.* *a. l* Art. labyrinthica, *a. s. e* Art. sacc. ext. 4 : 1.

Fig. 27 zeigt die Einmündung der Vena labyrinthica (*v. l*) in die Vena jugularis (*v. j*) bei *Anabas*. *ao* Aorta, *car* Carotis, *v. s* Venae sacculi, *III* 3. Kieme, *IV* 4. Kieme. 5 : 2.

Tafel 3.

Fig. 28. Die abführenden Labyrinthorgangefäße und die zuführenden Taschengefäße von *Trichogaster fasc.* 10 : 3.
a. s. i Art. sacc. int., *v. j* Vena jugularis, *v. l* Vena labyrinthica, *v. s. e* Vena sacc. ext.

Fig. 29. *Anabas sc. v. m.* Ventralansicht der Aorta und der sie zusammensetzenden Gefäße. 8 : 3.
ao Aorta, *coel* Coeliaca, *car* Carotis, *ps* Pseudobranchie, *scl* A. subclavia.

Fig. 30. Photographie eines Teils der Labyrinthplatte *III* von *Anabas sc. v. m.* Zur Demonstration der Verteilung der Wundernetze auf dem Labyrinthapparat. 20 : 1.

Fig. 31. Photographie eines Labyrinthtaschenteils von *Macropodus* zur Demonstration der injizierten Wundernetze. 26 : 1.

Fig. 32. Labyrinthtasche von *Macropodus* quer geschnitten. *ep* Plattenepithel, *bs* Basalmembran, *ek* Endothelkern. Zeiss, Ok. 4, Öl-imm. $^1/_{12}$; Zeichenapparat von Abbé.

Fig. 33. Querschnitt durch das Labyrinthepithel von *Macropodus*. *ep* Plattenepithel, *c* Bindegewebszapfen, *ek* Endothelkern. Zeiss Ok. 4, Ölimm. $^1/_{12}$; Zeichenapparat von Abbé.

Fig. 34. Brücke zwischen 2 Capillargebieten der Tasche. *Q* (Eos.-Häm.), *ep* Epithel, *cap* Capillaren, *s. z* Schleimzellen. Zeiss, Ok. 1, Ölimm. $^1/_{12}$; Zeichenapparat von Abbé.

Tafel 4.

Fig. 35. Kombination von 4 Wundernetzen bei *Anabas 1, 2, 3, 4*. 90 : 1.

Fig. 36. Kombination von 3 Wundernetzen bei *Anabas 1, 2, 3*. *R. v* Ringvenen, die in die Sammelvenen *V* übergehen. 90 : 1.

Fig. 37. Wundernetz der Tasche von *Anabas*. *A* Hauptast der Arteria sacc. ext., *V* Begleitvene. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 40. 90 : 1.

Fig. 38. Wundernetz der *Anabas*-Tasche. r_1 und r_2 sind Ringvenen. Bezeichnungen wie in Figur 40. 90 : 1.

Fig. 39. Einzelnes Wundernetz der Tasche von *Macropodus*. *a* zuführende Wundernetzarterie, *R. v* Ringvene, *v* Venenstämmchen, das sich aus dem Zusammenfluß der beiderseitigen Ringvenen gebildet hat. 66 : 1.

Fig. 40. Einzelnes Wundernetz der Tasche von *Anabas*. Das durch die Arterie *a* in das Wundernetz eintretende Blut sammelt sich in der Ringvene *v*, die dann ihrerseits in eine größere Vene einmündet. *c* Verbindungsbrücke zu einem benachbarten Wundernetz. 90 : 1.

Fig 1
lst
II
Ih
mh
Ih

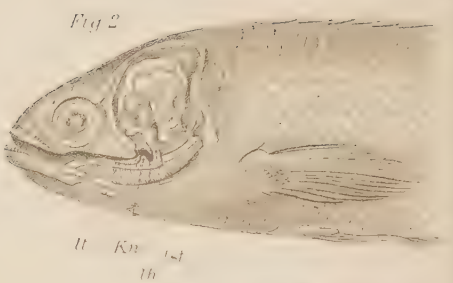


Fig 2
II
Kn
lst
Ih

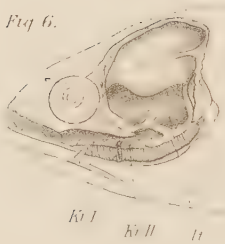
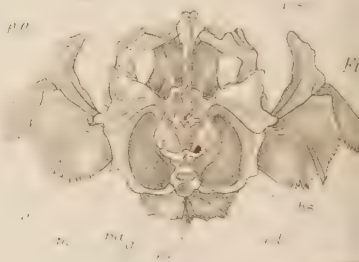


Fig 6.
Kl I
Kl II
Ih


pa
so
os

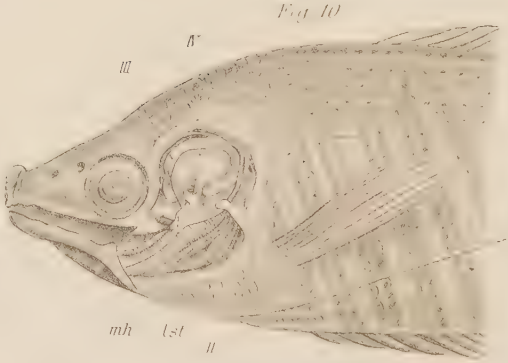
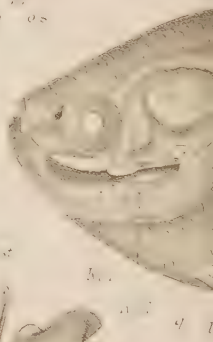


Fig 10
IV
III
mh
lst
II



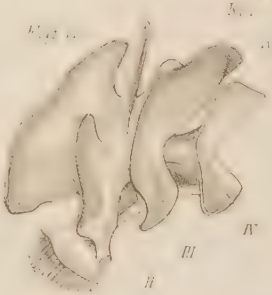

IV
III
II

Fig 17
a.s.c

ao
ae
sel
III
IV
Fig. 19.

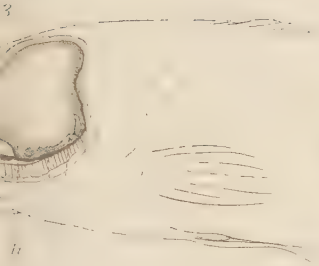


Fig 4

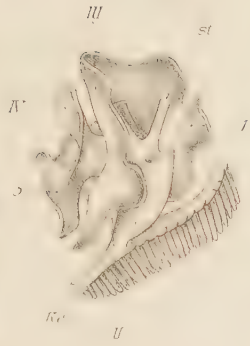


Fig 5.

Fig 8

Fig 9

Fig 14

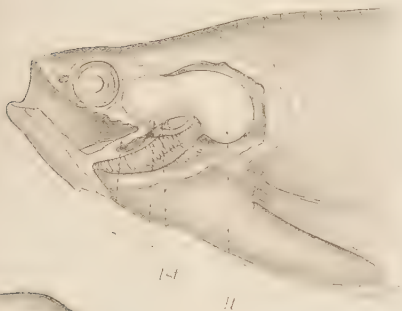


Fig 13

Fig 18

Fig 20.

Fig 16

Fig 21

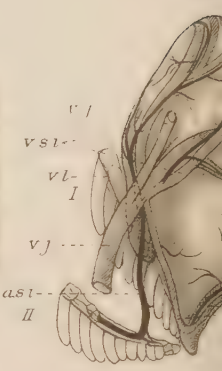


Fig 23.

Fig. 2

Fig 24.

Fig. 22.

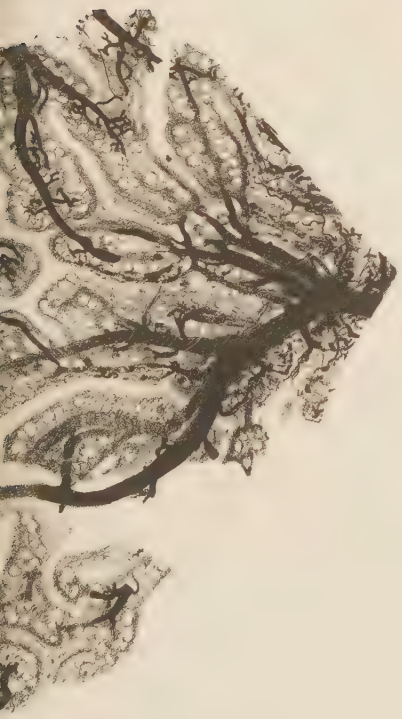
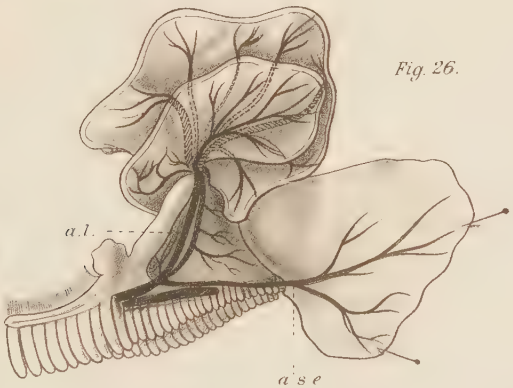


Fig. 26.



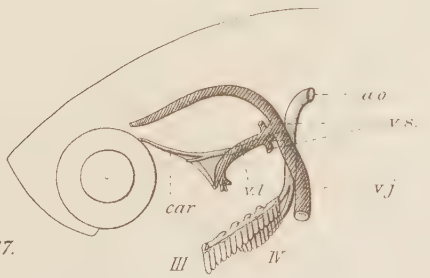


Fig. 27.

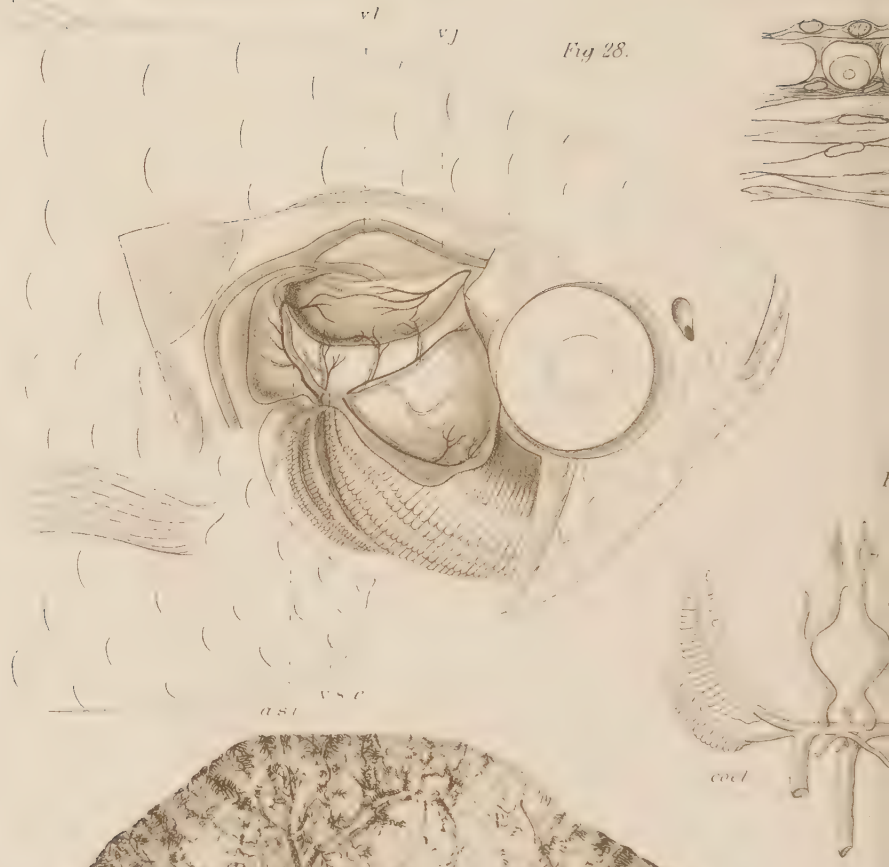
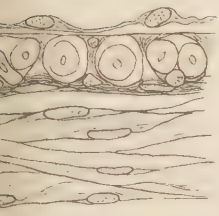


Fig 30.



32

III

IV

Fig. 31.

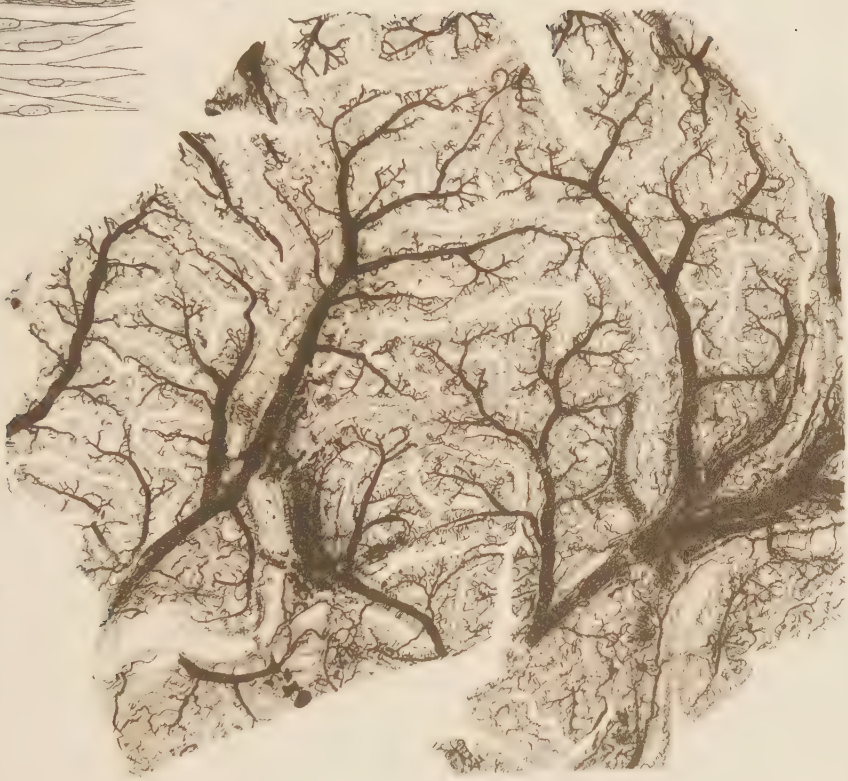
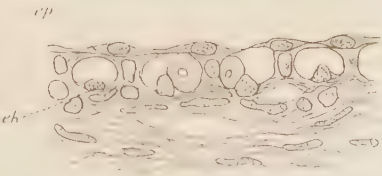


Fig. 34.

Fig. 33.



Lith Anst v F. A Funke Leipzig

her,

Fig. 35.

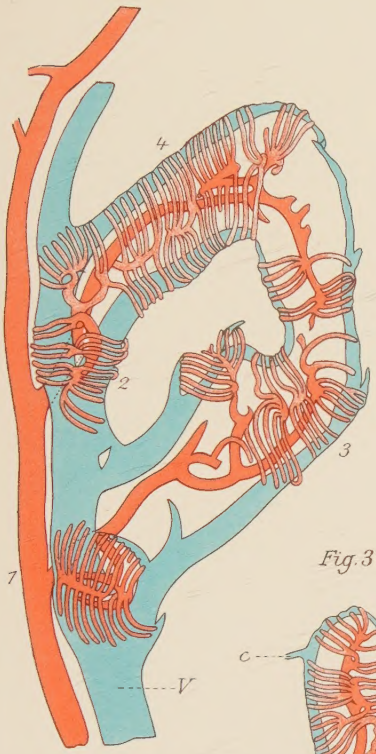


Fig. 36.

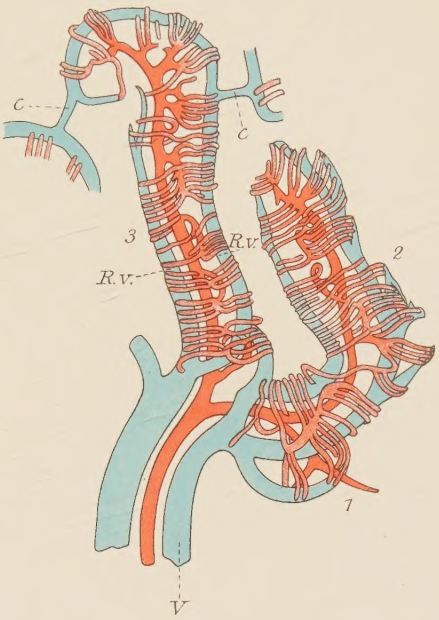


Fig. 37.

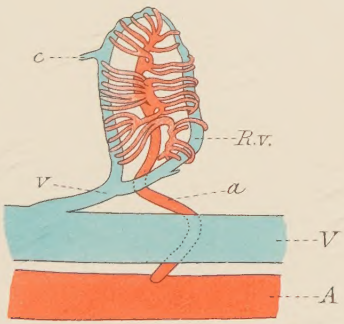


Fig. 38.

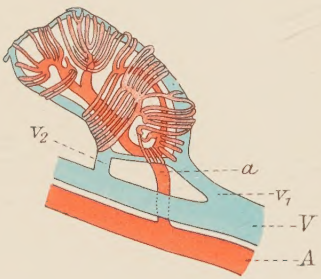


Fig. 39.

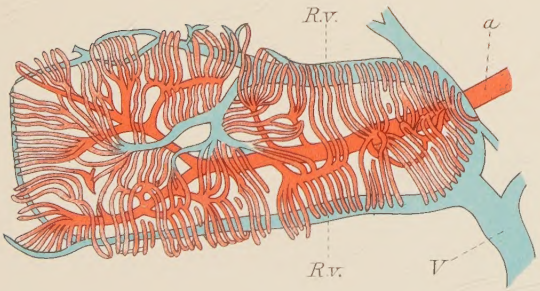
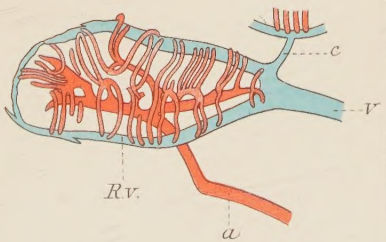


Fig. 40.



Verlag v. Gustav Fischer, Jena.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.